高等学校教材試用本

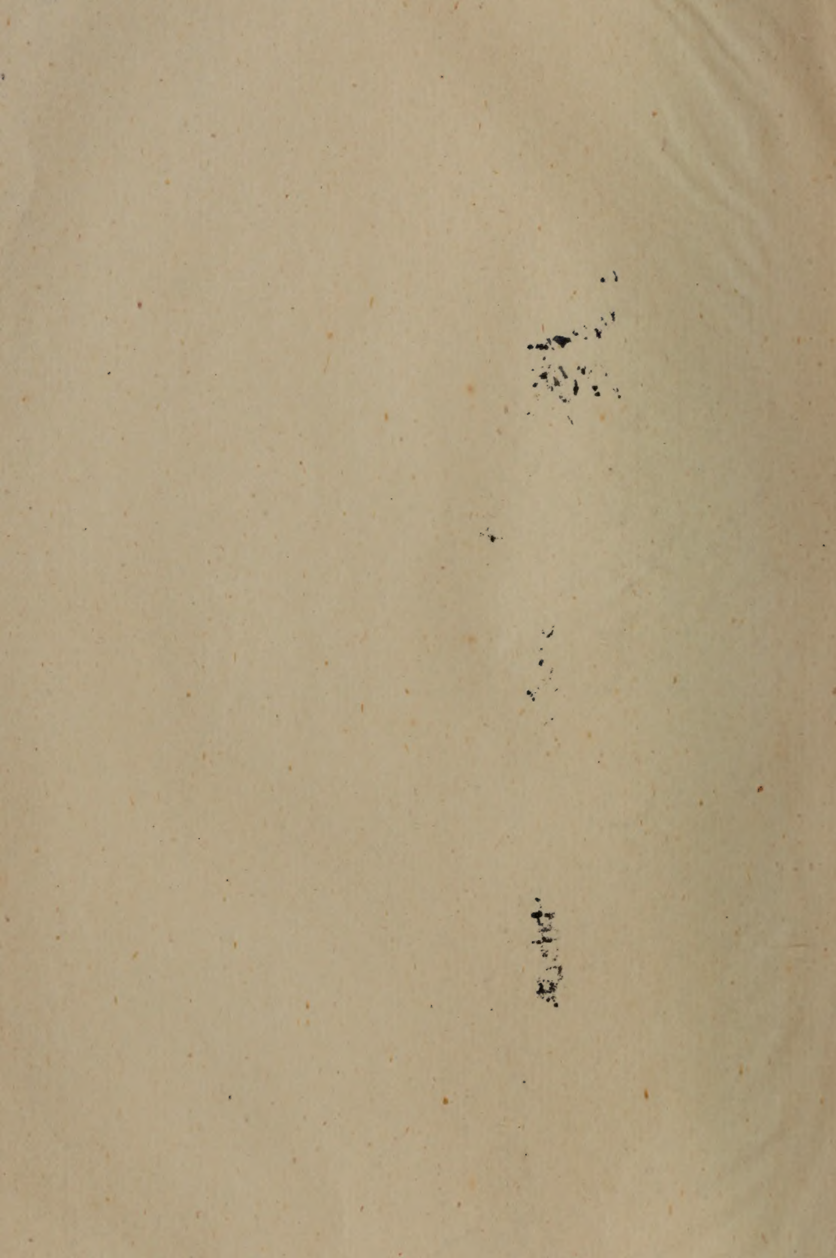
古生物学教程

楊遵仪　郝詒純　陈国达　著

地質出版社

高等学校教材试用本

古生物学教程



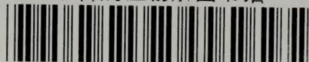
高等学校教材試用本

古生物学教程

楊遵仪　郝詒純　陈國达　著

地質出版社

1959·北京



本書係根据勘探專業的古生物学教学大綱而編寫的，由孙云鑄、王恭睦、徐仁三位先生審閱。适用于礦產地質及勘探、石油、天然气地質及勘探、水文地質及工程地質等專業。

在緒論中是介紹一般的原理及方法；各論中对各門生物的基本構造、軟体与硬体的关系、分类的根据、生态的意义及可能演化的規律，均一一地作了詳細的介紹；同时在每門生物之后还附有时代分佈表，以便使学者易于掌握。書中插圖很多，約計有661幅，这对讀者及教者均有很大帮助。

最后希望用此書的同志，多提意見，以便再版时修訂。

古生物学教程

著者　楊遵仪　郝詒純　陈國达

出版者　地質出版社
北京宣武門外永光寺西街3号
北京市審刊出版業營業許可証出字第050号

發行者　新華書店

印刷者　农业杂志社印刷厂

印数(京)4501—5900　1957年10月北京第1版
开本31″×43″1/25　1959年7月第3次印刷
字数410,000字　印張19 23/25　插頁2
定价(10)2.50元

目 録

前　言

一、为了進一步貫徹教学改革、提高教学質量，編者在高等教育部工業教育司及地質部教育局指導下，編成了这本書。它的主要目的在滿足地質勘探及礦冶学院教学的需要，同时也考慮到一般地質工作者的要求。

二、本書內容和編排係以高教部批准的礦產地質及勘探專業的古生物学教学大綱（1954年）为根据，其分量适用于礦產地質及勘探、石油、天然气地質及勘探、水文地質及工程地質等專業。为了照顧本資料的系統性，尤其是关于系統分类方面，本書比起教学大綱來，自然要包括更多的資料。凡非教学大綱所要求而僅有参考价值的部分，均用新五号字排出。其他部分的深度，也可由教員按照实际需要加以适当掌握，权衡取捨。

三、关于各章的分工，原來計划是：俞建章寫腔腸动物門；張席禔寫脊索动物門；楊遵仪寫緒論、原生动物門、海綿动物門、蠕虫动物超門、腕足动物門、軟体动物門、棘皮动物門；郝詒純寫苔蘚动物門、節肢动物門、筆石动物、結束話；陈國达寫古植物学。但由于俞建章、張席禔兩位同志因事未能执筆，腔腸动物門一章乃改由郝詒純同志編寫，脊索动物門則改由楊遵仪、郝詒純分担—楊遵仪負責无顎綱至爬行綱，郝詒純負責鳥綱至哺乳綱。楊遵仪并負定稿之責，統一規格，但各部分改动不多。俞建章同志寄來原生、海綿、腔腸、節肢的古生物学講义，供参考，給編者許多帮助，編者还采用其中个別圖件。

四、本書緒論介紹一般原理及方法，各論分別闡述各門生物的基本構造、軟体与硬体的关系、分类根据及分类、生态意义、可能的演化規律及时代分佈。

五、本書特点：第一是在有限的篇幅內，尽量利用插圖來說明基本構造（共661幅），因此部分地解决各校标本不足、学習困难等

問題。在实际資料較为丰富的課程如本課，有意識地利用圖表等直观教具是必要的，这样帮助学習可以收得較大的效果。

第二，每門生物均列有时代分布表，以便复習。原計划利用圖版表示各时代有关生物部門的变化及分布，但由于时間限制，暫用表格代替；將來如有机会再版，再适当补充修正。

第三，注意与本科有关的最新科学成就，例如关于达尔文主义的論战是按苏联“植物学雜誌”編輯部的总結，指出有人把紡錘虫类分为紡錘虫、新希氏虫兩科的事实；提出腕足动物新分类的根据；肯定筆石为近于半索动物的动物。

第四，在緒論及其他有关章節介紹本國学者的成就，強調各門生物化石在我國產出情况；凡此都是初步貫澈爱國主义教育的实例。

第五，古生态是古生物学的一个新的研究方向，本書适当地結合；但是作的还不太夠，只是个良好的开端。

第六，多数例子均用完正的学名（二名法）并附上作者，这样使讀者随时体会古生物学的命名法則。学名均用斜体字，以符合公認体裁。

第七，插圖說明多数直接註在圖上，以便節省讀者上、下顧盼的时間。

六、声明几点：

（1）編者們自1952年院系調整、参加地質教学工作以來，在各院有关教研室中通过集体討論与备課，逐步深入、擴大所学知識。得到北京地質勘探学院地史古生物教研室及中南礦冶学院地質教研室全体同志的很多帮助。孙云鑄教授經常給予督促指導。北京地質勘探学院方面应該提及張席禔、王鴻禎兩位教授；教研室年輕同志如刘本培、李樹岑、乔秀夫、刘嘉龍等歷次在講义編寫以及圖件选擇及編制方面均曾付出很多劳动，而本書的大部分插圖底稿是直接由北京地質学院古生物教研室供給的。总之，这个集体力量推动了并成全了本書的編寫，在此致以衷心的感謝。

（2）北京地質勘探学院教学設备科照相部佟志樹同志等为本書插圖照相在百張以上；繪圖室吳广元同志代繪个別插圖，都为本書生色不少，謹此合併致謝！

七、最后而是非常重要的一点是請采用本書的教学兩方面的同志，把用書过程中所發現的錯誤和缺点，随时向編者提出，以便改正，提高本書質量。

第一章 緒 論

古生物学及其目的和任务

古生物学是研究地質厉史上生物和生物發展的科学。它包括現代以前的一切曾經生活在地球上的生物，这些生物在地壳發展过程中，由于地質作用而保存下來，所以古生物学就是地史时期的生物学，是与現代生物学相对并存的，它目前是生物科学中一門独立科学。

古生物学包括古动物学和古植物学，即如現代生物学可分为动物学和植物学一样。总之，古生物学可当为广义的生物学的一部分，它在生物学中的关系如下：

生物学（广义的）{ 新生物学（現代生物学）＝动物学＋植物学
古生物学（地史的生物学）＝古动物学＋古植物学 }

古生物学既然是研究地史上生物發展的科学，它就和生物学及地質学有着密切的联系。我們对过去生物的發展研究得愈詳細，就不僅能夠掌握生物演化規律，而且可以利用这些規律为地質学服务。在地質科学中，古生物学首先和地史学發生緊密的联系，因此它成为地質科学中基礎課程之一。古生物学是随着地質学的需要而發展的，从地質学观点看，它的主要目的在闡明过去生物的結構和生物演化規律，解决地層問題，为礦產勘探服务。从生物学观点看，沒有古生物学的研究，就不能充分全面地了解古动物、植物歷史变迁的原因和規律。对于地質勘探者說來，学習古生物学的具体任务，就是要体会古生物学在地質礦產勘探工作中的作用，通曉地史中生物界演变發展的階段和順序，了解生物的結構和生活环境的关系，以便闡明古地理情況。分析生物死后保存的条件和方式与層狀礦產的关系，認識重要的标准化石，以便根据它們來判定地層的时代。

古生物學的對象——化石

化石的定义 古生物学根据保存在岩層中的动植物的遺体和它們的遺跡來研究地質时代(地史上)的生物界。这些古代的生物遺体和遺跡叫做化石。嚴格地講它們必須具备一定的生物特征,例如結構大小、形狀、紋飾等等,它們必須能夠証明过去生物的存在,还必須保存于岩層中,換句話說,它們是地史时期的生物。因此,岩層中某些粗看起來似乎有定形的結核或其他无机結構如樹枝石,不能認为化石(圖1—1);而現代泥砂層中埋藏着



圖 1—1. 具有一定形狀的結核及樹枝石

1—粘土結核; 2—昌平灰岩層面上的氧化錳樹枝狀結晶,河北昌平

的蚌蠣貝壳,尽管它是生物的遺体,仍不能当为化石,因为它們是現代的產物,不能算为地史上的化石❶。

❶ 这里应用比較嚴格的化石定义。

化石的保存条件 生物怎能保存成为化石呢？首先原來生物本身必須具有一定的易于保存的硬体，如蚌蠣的貝壳、脊椎动物的骨骼等（圖1—2，3），因为这些由礦物質組成的硬体比起軟体（皮膚、肌肉以及各种器官）來，不易毀滅。其次，生物的屍体如果暴露空中，則將受氧化作用或遭受其他生物吞食或破坏，即使具有硬体，終必毀坏。因此，生物死后，須得有某种沉積作用把它迅速埋藏起來，才能夠較好地保存。哪兒生物繁殖而地質沉積作用急剧進行，哪兒就保存着更多的化石。第三，是时間的因素，即埋藏着的生物要在一定时間內，經过固結、充填、換質等石化作用。



圖 1—2. 螺壳化石

1—外模；2—螺壳；3—內核

化石的保存类型 生物死后，經过不同的地質作用，形成各种类型的化石，大体上可分为遺体与遺跡兩类。在特別适宜的条件下，硬体和軟体几乎都全部保存不变。例如西伯利亞凍原上曾經發現兩万多



圖 1—3. 魚的骨骼 侏罗紀—白堊紀的狼鰭魚
(*Lycoptera sp.*)

年前的猛獁象，它的皮革血肉保存完好，甚至胃里半消化的草还保留着（圖1—4），但在多数情况下僅生物硬体部分保存成为化石。生物活动的遺跡如鳥卵（圖1—5）、虫跡（圖1—6）、脊椎动物的足印圖（1—7）、新生代人类的用具、石器等（圖1—8）以及生物的排洩物如魚糞石、鳥糞石等則屬于遺跡一类（圖1—9）。



圖 1—4. 西伯利亞东部的猛獁象四肢上皮肉保存



圖 1—5. 恐龍化石蛋,上侏罗紀山东萊陽×0.65



圖 1—6. 虫跡化石





圖 1—7. 上：恐龍足印陝西神木縣禽龍足印；約原大 $^1/_8$
下：加拿大西部下白堊紀恐龍（*Irenesauripus mclearni*）一系列足印

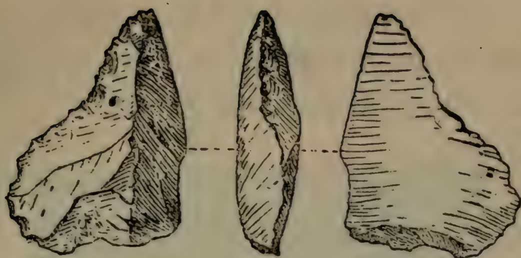


圖 1—8. 北京周口店山頂洞人的石器



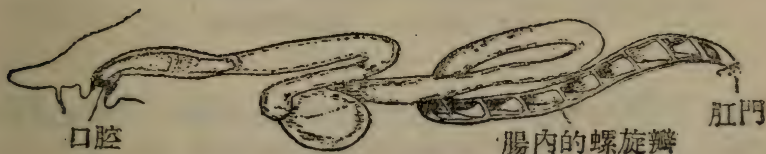


圖 1—9. 貴州桐梓青杠哨的魚糞化石（上左）
及鱘的消化道（上右，下）

生物遺体完全保存不变的極少，絕大部分化石多少都是經过石化作用。首先，原來生物遭受分解作用，將有机質全部破坏。硬体的成分有时是由一些特殊的有机質組成的，如某些腕足类的几丁質貝壳

以及軟体动物介壳的几丁質表層（几丁質是一种氮化物）不是完全分解消失，就是僅只存着一層炭質薄膜。又如植物的叶子經过分解，僅炭質保存（圖1—10）。这种分解作用称为升溜作用。

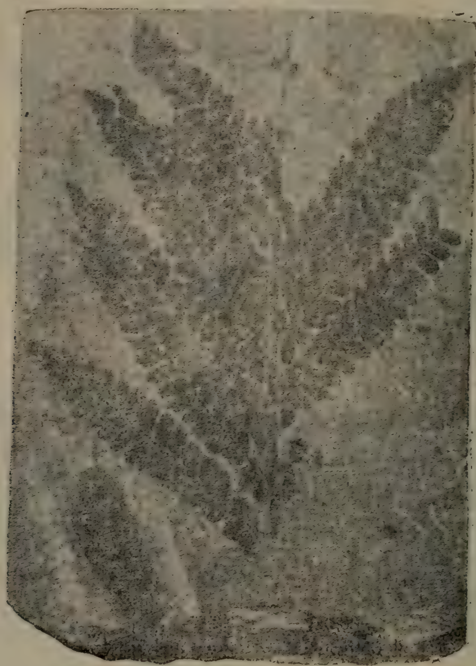


圖 1—10. 植物化石（僅存炭質薄膜）

疏松多孔的貝壳或脊椎动物的骨骼往往为碳酸鈣、二氧化矽等礦質所填充而加重。这是因为貝壳和骨骼埋在泥砂中，經过地下水滲透，在适当情况下，地下水所含礦質沉淀于它們的細孔中。例如北京周口店新生代洞穴堆積中的許多哺乳动物骨骼就都是經过填充作用的。

生物遺体可先后經过地下水的溶解及沉淀作用，例如碳酸鈣的貝壳先經过溶解，形成孔洞，而后來經过沉淀，把孔洞填滿了。另一种

情况是在地下水作用下，原來硬体的礦質逐漸被其他礦質所代替、交換（即交代作用）。常見的交换礦質是方解石、白云石、二氧化矽、黃鉄礦，因而石化可分为方解石化、白云石化、矽化、黃鉄礦化等作用。通过这些作用，有时完全保存了原有硬体的微細組織，如華北石炭二叠系中的矽化木，这是眞正物質交換的結果（圖1—11）；但大多数化石的微細組織，經过石化之后，就完全被破坏了，僅保存原物的形态，好象礦物的假像結晶一样，；这說明化石可能先經溶解而后沉積，就不是眞正的交代。

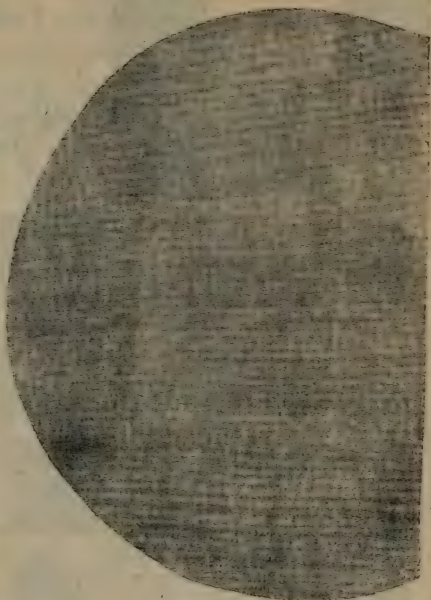


圖 1—11. 矽化木的細微構造（次生木質部的細胞及年輪極明顯）×35.二叠紀。新疆烏魯木齐

生物遺体經溶解、換質之后，与其包圍岩層形成不同的关系，大别有印痕（內模、外模）內核、外核等，試以蚌壳为例說明（圖 1—12）。如蚌壳埋在泥砂中，其內部也填以泥砂，当地下水把壳子溶解之后，空壳形的內、外兩面分別保存壳內壳外的特点，保存內部構造的印痕的称为內模，而保存着外面特点的可称为外模。原來壳內的泥砂充填物称为內核。如果泥砂在壳質溶解以后填入，則形成化石的外核。內核保存着貝壳的內部構造，而外核保存着貝壳的外形及壳飾。如果壳質全部先經过溶解（圖1—12.I）而后有另一种物質填入，則填入物保存壳的原形及大小这就成为鑄型（圖 1—12.*K*）。

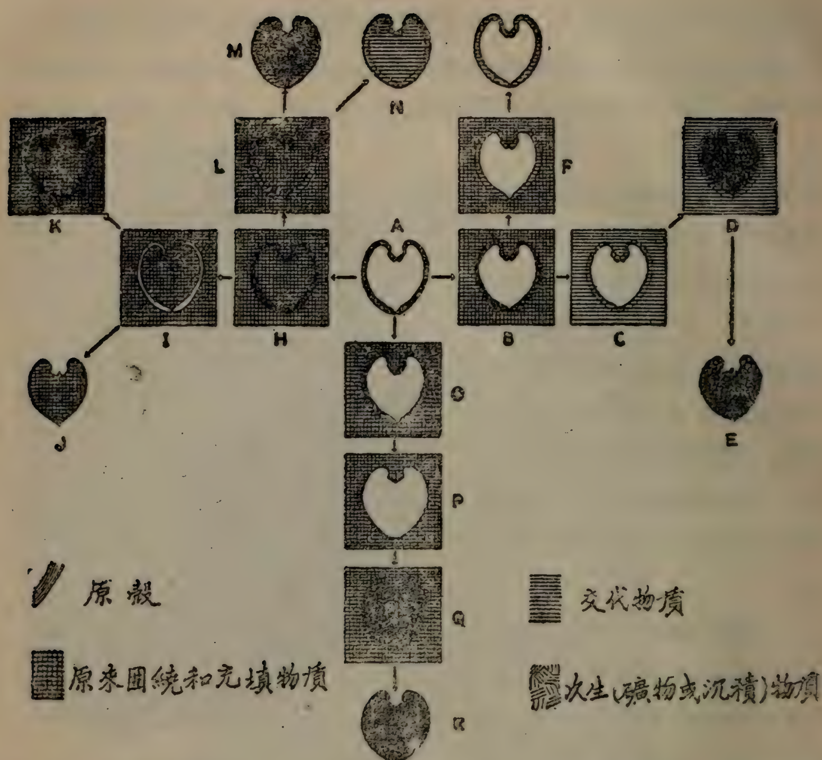


圖 1—12. 蚌壳印痕內模、外模P、內核E.J. 外核R及鑄型K的形成过程，箭头表示各种可能的石化过程（据 Shrock 及 Twenhofel）

古生物学的地質学意义

古生物学与地質学有着密切的关系，首先表現在地質年代的划分和地層对比上。由于生物的每一个种或屬生存在地史上只有一次，而且滅亡后不再重复出現，換句話說，不同屬种生物的出現有其先后次序，因此保存于不同地層的化石，随着地層形成的先后，相应地表現为不同屬种。古生物学根据全球現有化石資料，加以綜合，指出化石出現規律，因而我們可以利用不同化石來鑑定地層的新老关系，并

進行地層对比工作。例如那些層是屬于古生代，那些屬于中生代；或更細緻地决定較短的一段时間，如寒武紀或奥陶紀等。生物与地層結合就是所謂生物地層学，而化石即是生物地層学的基礎。各时代的重要生物代表及生物進化概况可見圖 1—13。

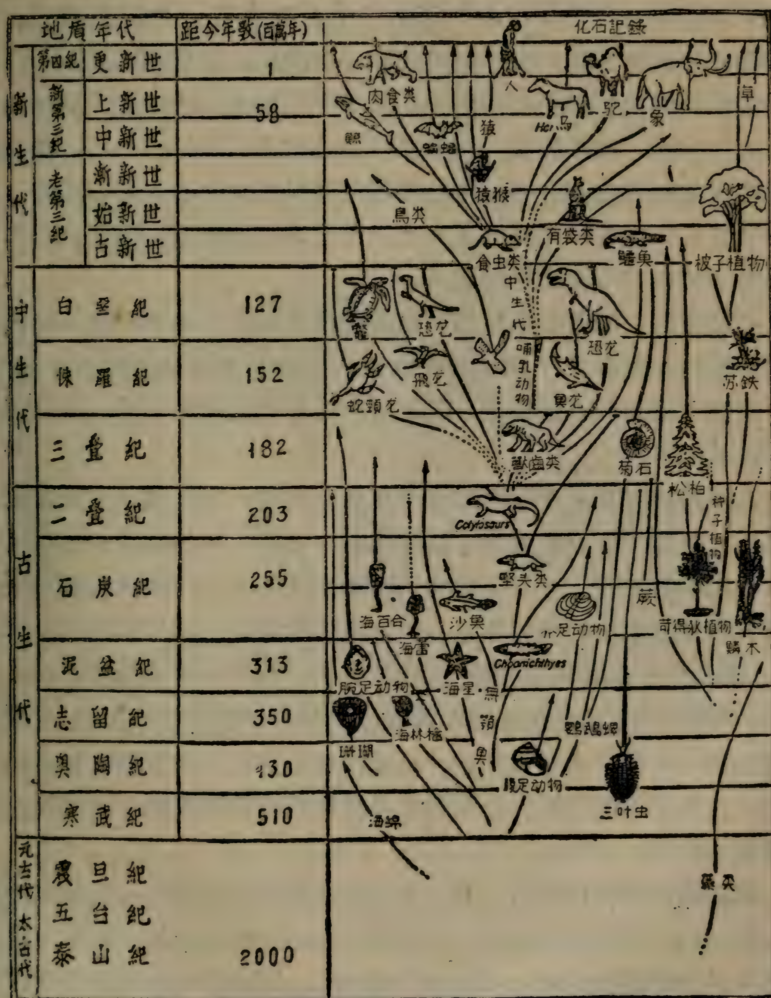


圖 1—13．各时代重要生物及生物進化概况（据 Dunbar 及 Schuchert略改）

标准化石 在任何地区内，我們把地層划分得越細緻，就更能夠認識它的地質意义，而要把它和另一地区的地層对比起來，就越精确。能夠决定較細層位的化石，就是最有用的化石，称为标准化石。在某一地層中某标准化石分布的地区越广，它的价値越高。因此标准化石应該指那些时間分布短而空間分布广的化石，也就是說它必須代表演化迅速而地理分布广泛的生物。奥陶紀、志留紀的筆石，石炭二叠紀的紡錘虫都是絕好的例子。为了确定地史上大的年代單位，也可用古生物綱、目做标准，例如三叶虫是古生代的标准化石，筆石是下古生代的标准化石。每一个已經研究得很好的化石都是有用的，而在某种意义上說每一个种都或多或少可当为标准化石；不过最有用的标准化石应該符合于上述的定义。

必須指出，所謂标准化石的标准性往往取决于我們在某一时代的古生物学的知識水平。例如有孔虫类，現在被認为是絕好的标准化石，但数十年前却未被重視，因为当时对有孔虫研究不多，就未把它看作标准化石。

古地理的意义 生物与其生活环境結成統一体，在一定的环境，如海洋与陸地，分别繁殖着不同的生物，而从生物的結構大体上可以推断它的生活环境。应用現实主义到古生物学上來，我們总能夠根据化石类别推断化石的生存环境，例如現代的珊瑚、腕足动物、棘皮动物等，毫无例外都屬海產动物；因此当我們在地層中發現这些动物的化石时，我們便說当初这些化石和埋藏它的物質都在海水中形成。反之，如果地層中出現淡水貝壳化石，那就指明这些化石和沉積当初是屬于陸地上淡水环境的產物。因此根据各类化石的分布大体上可以說明古代海陸的分布。

相的概念和指相化石 化石与沉積的联系可以說明一定特殊的地質环境，这在古生物学和地史学中我們称为相，例如海相、陸相。海、陸环境又各是多种多样，因而有各种相。同时代的海底由于水的深度、溫度、鹽度和海底性質（泥砂質或灰質等）的差異，便决定不同

的生物組合。因此含有各式各样的特別巨厚的貝壳砂岩，常常在年代上可能与含有小而薄型貝壳的粘土相当。某一时代的淺海珊瑚礁可与同一时代的礁外海底生物共生。这都說明不同相的存在（圖 1—14）。总之，代表特殊的地質环境，而且指示特殊岩相的生物化石組合，可称为**指相化石群**。指相生物受环境控制，演化急剧，但分布范圍不广，多不能成为理想的标准化石。然而在不同的相中，只要有一种或很少的几种共有的标准化石存在，那么，这也可以說明不同的沉積生物相是屬于同一时代的。由此可見，标准化石和指相化石各有其特別意义和用途，而兩者結合起來，对于地層时代和特殊地層形成的鑑定，具有头等重要的意义。

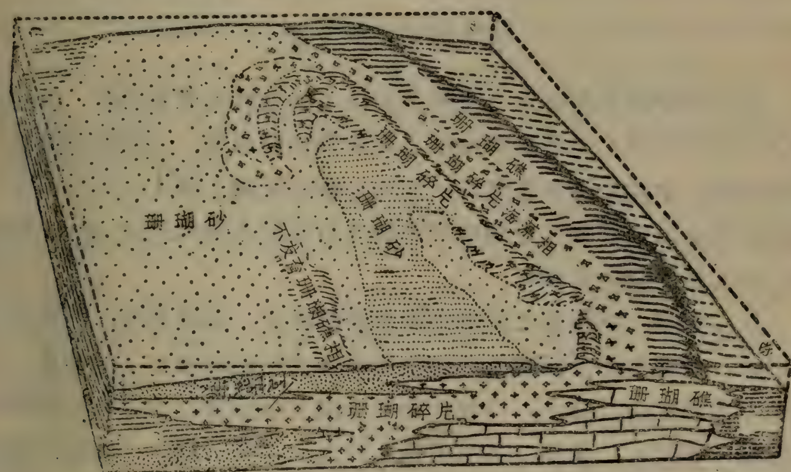


圖 1—14．珊瑚礁相及其鄰近碎屑泥砂相（据 R. C. Moore）

古气候的意义 地史中發現几个造煤期，也就是陸地植物繁殖的时期，而植物繁殖即反映潮湿溫暖气候的存在，因此富含植物化石的煤系說明古代的一定气候条件。上面提及的珊瑚礁則是生長在溫暖的淺海中，应該是亞热帶淺海的產物。总之，古生物学的研究，对于分析古代气候是有一定重要意义的。

古生物学与沉積礦床的关系 在研究古生物时，可以闡明由某些生物形成的沉積礦床的成因及条件，例如煤、石油、油頁岩、矽藻土和某些磷灰岩。在其他情况下，另外一些化石，虽然它們并不是直接形成某种有用礦產的材料，但对于这些礦產形成过程的条件上是起重要的指示作用。

从以上說明，可知古生物学首先和地史学关系最为密切，其次古生物学对于沉積岩石学、煤田地質学、石油地質学等方面协同解决成因类型与層位对比等問題。古生物学还通过地史学为大地構造学提供分析資料。总之，古生物学在地質学方面的意义非常重大，是可以理解的。

古生物学与進化論

古生物学的生物学意义主要在提供生物進化的确鑿証据。从古生物学的研究可以充分理解到地球上生物是由簡而繁、由低級到高級。換句話說，生物是逐步進化的，正如生物演化圖（圖 1—13）所示。進化論者达尔文即曾注意到地層中的化石类型与現代的动物十分相像，由此証明物种的变化。

現在看來，物种变化是生物界公認的事实，无庸置辯；但在达尔文以前，多数生物学家認为动植物种是孤立隔絕的物种，物种是一种永恒不变的东西。总之，当时物种不变說占着优势。十八世紀最偉大的植物学家之一，物种二名法創始人林奈（1708—1778）在他的著作“植物学的哲学”中仍然保持着物种不变的形而上学观点。他以为上帝創造的原始物种的数量不易增進，只能由于这些物种互相雜交而使新种略有增加。

在生物科学中形而上学占統治地位的同时，進化的思想已开始萌芽，如当时的拉馬克（1744—1829）即达尔文以前的第一个科学的進化論者。拉馬克認为生物是由低級到高級，逐漸發展而來的，生物各器官進化乃受外界条件的影响。因此拉馬克以及当时其他進化論者的

思想初步奠定了达尔文主义的基礎。拉馬克的主要錯誤在于他認为生物界中存在着一种特殊的“最高力量”，生物是順从着这种自然界的力量趋向其預定的完善方向。

同拉馬克对持的唯心学者是居維叶（1769—1832），他是自然科学形而上学时期的另一位偉大的自然科学家，他是古生物学家和比較解剖学家，但是他坚持物种不变的理論。他研究巴黎盆地的哺乳动物化石，認为这些化石是由于地壳上突然發生的災变引起的。旧的一群动物滅絕了，上帝重新創造了另一群动物。居維叶的学生迪·奥宾尼發展了災变說，他断定說地史过程中，地面曾發生过27次災变。

十八世紀末至十九世紀初，古生物学主要从事于实际資料的收集和分类，当时的最主要任务之一是建立分类系統。同时生物科学被形而上学的方法所控制，这个方法基本上就是一些現象的統計，并由此而更認定物种不变。例如居維叶就說过：“物种的永恒性是自然科学存在的必要条件。”

从1859年达尔文的著作“物种起源”問世后，生物界物种不变的信念澈底破產。在这以前自然科学的文献已經在分类学、生态学以及古动植物学等方面收集了大量的实际資料。关于地球上一切生物經过27次的創造史的說法已被事实所粉碎。在达尔文以前收集的許多系統知識恰好为進化論的勝利作了准备。

达尔文学說包括三个基本內容，就是：（1）生物的变異性和遺傳性；（2）人工选擇和家畜品种起源；（3）自然选擇和生存斗爭。其总的結論是一切生物都發生变異，而生物的变異是与生活环境息息相关。玆略述要点如次。

变異性 达尔文指出一切農作物和家畜，自古迄今，在各种不同的气候条件下，發生了顯著的变異，例如家鴿、金魚、水稻、小麥等等都各有許多变种。他說有机体一切特征和特性都会發生变異，例如身体外部和內部的構造、生物特性、生命过程，甚至性格等。总之，变異性是所有生物的共同特性。至于發生变異的原因，达尔文認为改变了的环境对生物的影响是变異的主要原因，他寫道：

"变異性主要决定于生活条件的变更………"，"任何变化往往是由某种周圍条件的轉变而直接或間接引起的。"不过，达尔文不能正确地解釋环境和生物的相互作用，他認为在这个相互作用上生物的本性是主要的因素而环境是引起变異的次要因素，这种因素并不能影响这些变異的性質；"环境条件的特性只是等于火花引起燃料着火的作用而不能决定火燄的特性。"又因为当时科学上的限制，使达尔文不能揭露环境对生物所起作用的原因和規律。

遺傳性 如果引起变異原因的条件保存在有关生物的若干代中，最初出現的变異会在后代中累積和加强，而生物有繼續沿着已經开始变異的方向而变異的趋势，并且逐步巩固起來。达尔文指出：生物越变異得强烈，它越是傾向于这一方向去改变。延續变異遺傳若干代之后，就会產生新的品种，这就是选种家們在选育新的品种时所应用的法則。因此，变異是生物界一般的規律，也是生物進化动力之一。不过达尔文沒有解釋遺傳的原因，他寫道："遺傳法則是不可思議的，这是未來科学的事情"，这些法則現正由苏联以及其他先進國家的創造性达尔文主义者加以研究。

人工选擇 达尔文研究过許多家畜和家禽的品种如牛、馬、羊、兎和鴿的品种(圖1—15)并且隨处發見它們彼此間的差異。研究这些品种的起源，就足以說明物种來源。馴化动物和栽培植物是長期的人工选擇工作，其方法是首先發現有利于人們的变異的生物，加以保留，不讓它雜交，而使其后代与前代生活于同一环境条件之下，以便变異積累起來。

自然选擇 达尔文在研究野生狀态的动植物时，發現它們有广泛的变異性，他認为变異性是自然界的自然法則，是極其普遍的。变異性本身不能創造新种，为了解釋在自然界中如何發生个体变異的積累現象，达尔文提出在自然界中發生着选擇和保留有利的变異个体的現象，也發生着淘汰那些不适应于生活条件的个体的現象。达尔文把这种一部分个体被保留而另一部分个体死亡的过程，称为自然选擇。自然选擇的因素有三：（1）生物的变異性，即选擇材料；（2）遺傳即变異積累的过程；（3）生物的生存性，即适者生存。通过自然选擇，產生新种。

达尔文指出自然界的各种复雜現象唯有用自然选擇的作用，才可以得到正确的解釋。例如在太平洋某些島嶼上的昆虫，有的沒有翅膀或具有發育不全的翅膀，有的則具有强有力的和發育良好的翅膀。这是由于适应風暴的結果。在經常發生風暴的島上，一种昆虫是在颳風时不起飛，避在草里，有些很少飛翔的个体



圖 1—15．从野鴿演化而來的鴿的品种

1—英國傳信鴿（a.一般形狀；b.头大，咀上有瘤）；2—純种鴿；3—毛領鴿；4—非洲梟鴿；5—球胸鴿；6—英國短咀翻空鴿；7—扇尾鴿；8—鬈毛鴿

因而得以保存并繁殖飛翔更少的后代，終于產生翅膀發育不全或完全无翅膀的类型。反之，另一种昆虫迎風飛翔，加强翅膀的發育，于是具有强大翅膀而能与風作斗爭的个体，同樣得以保存下來并繁殖后代。

上面我們簡單地介紹了达尔文学說的內容，應該再次指出这个学說正确地解釋了生物对其生活条件的适应性的合理性，它論証了現代

生物界就是長期的歷史發展的結果，其合理性始終是經过自然規律的方法，經过自然选擇和人工选擇的方法而產生的，其中并沒有任何超自然的力量。馬克思說过："物种起源一書为辯証唯物主义提供了自然史的基礎"。恩格斯也認为進化論是十九世紀科学界的三大成就之一，可与能量轉換定律及細胞学說比美。可知达尔文学說是正确的唯物主义在生物科学中的勝利，从本質上說，即是唯物主义宇宙观的勝利。达尔文曾經提出古生物材料來論証進化学說，这就說明古生物学在進化論方面所起的作用，而古生物学者如果不用达尔文学說來武裝自己，就无法分析化石資料，无法闡明化石与环境的关系，也就不能指望古生物学为地質学服务了。

但是，必須指出，达尔文除揭發了动植物界的繁殖过剩和生存斗爭之外，在人类关系上无条件的接受了馬尔薩斯的人口过剩学說，就不知不覚地为当时統治的資產階級的剝削制度服务了。这就是达尔文学說的主要錯誤。

進化是創造的过程，通过該过程一些性質可轉变为另一些性質。但在达尔文以后某些資產階級的学者企圖減少進化的創造意义。他們相信，在胚胎細胞中所遺傳的胚胞是不变的，在發展的任何階段上生物体中的特征全不是新的，它們早就以隱蔽方式存在絕对不变的遺傳胚胞（基因）中而遺傳胚胞包含于生殖細胞的核內。这等于在生物学上复活了不变說，因为他們繞过物种不变的信念，提出了胚胞不变的信念；这顯然是反达尔文学說的观点。魏斯曼、摩尔根、孟德尔等就是这个学說的代表人物。

这个形而上学及唯心主义的学說在李森科、普列津特及其他苏联米丘林生物学家的著作中遭到致命的打击。李森科[1]曾說过"在各个体生活的某一定条件下，如不承認生物獲得遺傳性的可能性，如沒有

---

[1] 李森科"新种学說"虽受批評，但他早期对于魏斯曼伪学說的澈底批評，仍是有貢献的，因此仍引用他的几句話。

獲得性的遺傳，生物界發展的唯物主义学說將是不可思議的”。“生物胚胎或生殖細胞是母体有机質生活活动的結果”。換句話說，生物細胞和体質細胞是不能分割的，体質細胞对于生殖細胞發生影响，因而遺傳特性包括整个生物的特性，不能單純取决于一种不变的基因。

在苏联米丘林創造性地發展了达尔文学說，因为他把达尔文学說应用到生產实踐中去。米丘林工作的目标是在改造自然界，为人类增進福利，正如他的名言所指出的，“我們不能等待自然界的恩賜，我們的任务是向自然界爭取”；这个心願米丘林親自付諸实現。

米丘林研究了有計划地控制变異性的过程，即用改变环境的方法來獲得植物的必要的变異；他研究出控制对于人类所需要的生物类型的創造过程。他創造出了許多新类型，如梨形的蘋果、蘋果形的梨、紅色蘋果、許多新型的櫻桃、玫瑰、葡萄等。米丘林創造了定向培育和选擇的学說——人工选擇的最高形式。

繼承米丘林事業的人們，繼續从事于定向改变農、林、牲畜品种，在農作物中与莠草作斗爭等，研究進化过程的一般程序、物种形成的規律、种內和种間的相互关系等問題。这些問題的解决不僅具有理論上的意义，并且对生產实踐也很重要。

苏联創造性的达尔文学說和原始的达尔文学說有下列几点差别：

（1）达尔文学說只是解釋自然界，而米丘林学說則是改造和創造自然界；米丘林学說則密切結合生產实踐，指導生產实踐。

（2）达尔文学說僅只說明生物形态，而米丘林学說着重生理方面的解釋。

因此可以說，达尔文学說是基礎，而米丘林学說是从这基礎上發展起來的；所以称它为創造性的达尔文主义，是很恰当的。

古生物分类

研究古生物和研究現代生物一样，必須注意分类，从形形色色的

生物中找出它們的最根本的統一性，發現其親緣关系，分門別类，形成科学的体系以便我們掌握。古生物分类基本上应用現代生物分类，尤其是自然的即正确的系譜学的分类。

全部生物可分为动物界与植物界，每界各分成几个普通的大类，称之为門，每門可分为若干綱，每綱可分为若干目，每目可分为若干科，每科分为若干屬，屬再分为若干种（物种），每一个种包括許多个体。种是基礎的單位，但有时，种可分为若干亞种或变种。分类單位簡列如下：

門（Phylum）

綱（Classis）

目（Ordo）

科（Familia）

屬（Genus）

种（Species）

上举的这些生物的划分單位称为分类学單位。有时也引用一些过渡的分类單位，例如：門分为亞門，綱分为亞綱，目分为亞目，有时若干科連成超科或科再分为亞科，屬再分亞屬，种可分为变种。

分类的根据涉及生物体的形态特性、生理特性、生物化学特性以及生态和地理分佈等。

屬种概念及命名法則　种（物种）是基礎本質單位，它是生物界發展中的歷史階段，不論种間有沒有間斷，都永远是实际存在的生物單位。种包括許多个体，同种的个体应該具有下列三个特点：即形态特征上相似，生态相同，地理分佈相似。“物种是生物界逐步發展过程經科学与实踐所暴露出來的結果，而不是为分类方便而被分类学家們提出來的假設。”（李森科）“屬”則僅指形态上相似，且起源上有直接联系的各个种的組合單位。

古生物学的知識，只限于硬体構造部分，所以种屬內容有时不能完全符合生物学上的定义，这里难免帶有些人为成分。在实际工作

中，一个新种或新屬的建立，主要是通过化石資料的分析，是根据特性及其变化程度而提出的。

古生物命名法則如現代生物一样，采用二名法，或双名法。这个命名法是林奈于1758年提出的，現今通用于全世界的动物学、植物学和古生物学上。所謂二名法，即每一个物种各給以兩个名字（屬名加上种名）的学名。名字字源多出拉丁文和希臘文，字尾变化从拉丁文法。例如：家犬的学名是 *Canis familiaris* —第一个名字是屬名而第二个名字是种名，兩名联用起來才算是种的完整学名。屬名和种名的含义有时代表生物特性，如家犬—*Canis* 是犬，*familiaris* 是家；有时可由人名变化而來，紀念知名学者或發現該种、屬的人，例如 *Yatsengia* 亞曾（珊瑚）乃紀念我國已故名古生物学家趙亞曾；或从地名变化以紀念發現地点，如*Sinanthropus pekinensis*（北京中國猿人）的种名取之發現地点北京。屬名的第一个字母必須大寫，种名小寫。科名、目名往往即用典型屬名字首，变換字尾。如 Fusulinidae（紡錘虫科）是从 *Fusulina*（紡錘虫）一屬名变來的。动、植物界的种分别独立命名，本界內的种名不可重复；但动、植物种容許同名，虽然最好不要同名；例如 Sinophyllum 在古动物中于古生代的珊瑚一屬（中國珊瑚）而在古植物中，則指四川侏罗紀植物的一屬（中國葉）。

从生物的分类可以看出生物是由簡單進至复雜、由低級逐步發展到高級。所謂低級乃指生物組織簡單；反之，高級生物，其細胞結構以及器官發育等均較复雜。一切最低級的动物均由單細胞組成，称为原生动物門；其他动物是多細胞的动物，或称后生动物。后生动物可分为二类：一类是細胞只呈局部分工且連結成为低等組織；另一类是細胞分工，可以組成完全固定的組織及器官。海綿动物門屬于第一类，而其他的多細胞动物都屬于第二类。腔腸动物門具有明顯的外胚層和內胚層，形成固定的組織及器官，分工明顯（圖1—16）。这是一大進步。更高級的动物，除外胚層和內胚層之外，还發育沒有空腔的中

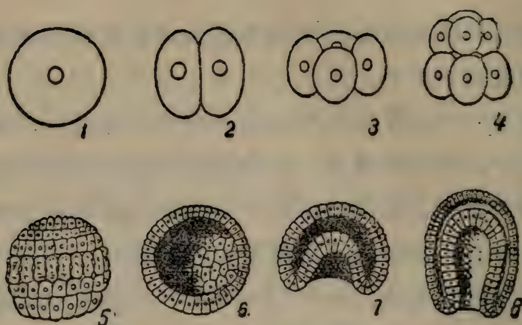


圖 1—16. 卵的發育及二胚層結構的形成

1—受精的卵； 2—4—細胞分裂：桑椹期； 5—6—囊胚期；

7—过渡到原腸期； 8—原腸：二胚層完成

胚層，如部分低級的蠕形动物（蠕虫类）。中胚層進一步形成裂隙，即成体腔，如自高級蠕形动物以上各門，总称为具体腔动物（圖 1—17）。蠕虫类以上的动物大体循兩个方向演变；一个是分節，也即構造的重复，如环節动物門（蠕虫类）及節肢动物門；一个是不分節，如其他各門。絕大多数体腔动物是兩側对称的，只有少数呈似輻射对称，如棘皮动物門。有些动物的外胚層分泌外骨骼，如珊瑚、三叶虫、腕足类、軟体类；有些由中胚層分泌硬質，如棘皮动物及脊椎动

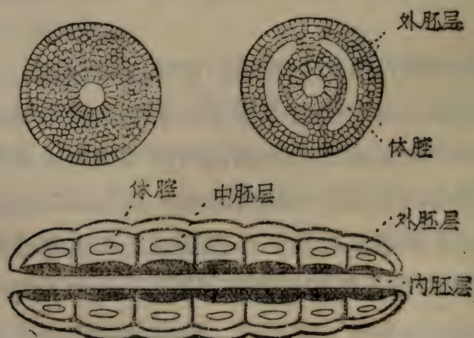


圖 1—17. 蠕虫的三胚層結構

上圖—橫切：左上—中胚層无空腔；右上—中胚層出現体腔；下—具体腔蠕虫的縱切面

物，叫做內骨骼。各类动物的親緣关系可見动物界發展譜系樹（圖1—18）。植物界分类見第十三章。



圖 1—18. 动物界譜系樹

生物与环境

生物与环境密切地結合，任何一种生物必处于一定領域，也就是

需要某些特殊的自然环境。这种結合生物学上称为生物的生态。研究生态必須了解生物的生活方式及其地理分布。按照生物習性，生物分佈区域可区别为水生和陸生兩类。水生生物有海水生活、淡水生活，而陸生生物又有陸上生活和空中生活等区别。海生生物种类繁多，大量生殖，其生活方式也各有不同。有的以种种方式固着于海底，或貼着海底移动爬行，这是底棲生物；有的能游泳，是游泳生物；还有的飄浮水中，沒有一定的行动器官，随波逐流，是飄浮生物。游泳生物与飄浮生物合称为浮（漂）游生物。

海洋环境的物理化学条件对生物的意义　海中生物有的僅只生活在正常鹹度（約3.5%）的海水中，有的則适应于較淡（淡化）或較鹹（鹹化）的水中。前者即鹹度固定的生物，如棘皮动物、腕足动物及头足动物；后者称为鹹度变化生物，如某些瓣鰓（斧足）类。

水体压力对生物也有影响，有的生物能夠上下移动，經受巨大的、迅速的压力变化，但有些則缺乏此适应能力。

溫度是海生生物分佈的最重要因素，有的生物生活于差不多一致的溫度中，但有的可以适应溫度变化。

陽光透过海水只到达一定限度，再深的海則陽光不能射入。生活在黑暗深水的动物其眼睛往往退化，或者發育为特殊的望远眼。海水可按光度強弱分为三帶：第一帶是強光帶，自海面至水深30—80米左右，在这帶內光綫充足，植物能進行光合作用，海藻特别繁殖；第二帶是弱光帶，自30—80米以下至200米左右，在此帶中动植物不能大量發展；第三帶是无光帶。位于第二帶以下，植物完全絕跡，但仍有少数特殊的动物存在。

水中含氧及其他气体，这对于水中生物的分布有極重要影响，但各种生物对氧的需要是不一致的。硫化氫的積聚是不利于一般生物的生活。

海底的性質也影响着生物的分布。石質及一般堅硬的海底，对于固着生物如珊瑚类有利；反之，泥沙海底則往往适于掘孔动物，如某

些腕足类、瓣鰓类等。

总之，海水的鹹度、压力、温度、光綫透射、含氧量以及海底性質，都与生物息息相关，一定的海洋条件决定生物的种类及其分布。如果条件改变了，例如海水的淡化或鹹化，生物本身机能势必随之發生相应的变化，个体往往变小或生殖力弱，因而个体数量减少。

在遼闊的海洋中，由于各个分区的生活条件的差異，生物分布的情形也就不一致（圖 1—19）。

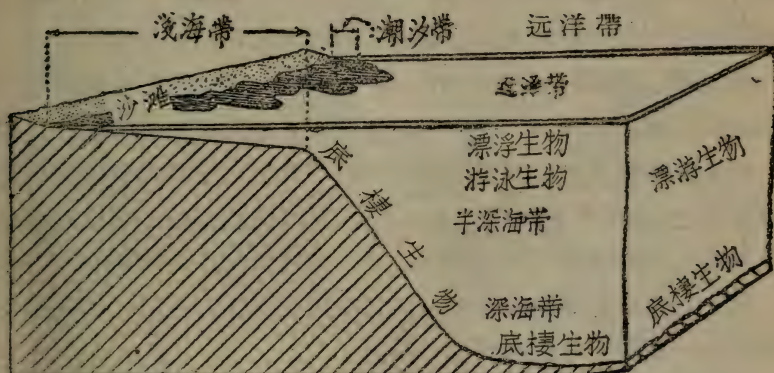


圖 1—19. 海的分区（据Shrock 及 Twenhofel簡化）

在高潮綫和低潮綫間的濱海区，由于潮汐和海浪冲刷，只有掘孔的或固着底棲的生物存在。生物死后，其遺体或因暴露水面以上，遭受自然营力破坏，或被海浪冲碎搬走，因而不易保存。自低潮綫至 200 米深处，适当于大陸边緣的陸棚地帶淺海区，陽光和氧气充足，温度适中，海藻繁殖，所以也是动物最繁育的地帶。底棲生物中有固着生活的如海百合等；有在海底爬行的如一部分節肢动物（包括三叶虫）；在游泳生物中則有头足类和魚类。陸棚地帶的淺海区生物繁殖，且为比較平靜的沉積环境，生物死后遺体積聚，可以大量的保存成为化石。在富含碳酸鈣的淺海中，群体生物分泌灰質硬体，如珊瑚及藻类，因此遺体常形成珊瑚礁及藻礁，造成有机灰岩。分泌磷灰質或矽質硬体

的生物，也可造成有机磷灰岩或矽藻土等，成为有用的礦床。自200米以下至2500米称为半深海区，适当大陆斜坡地区，因陽光極少，植物不能存在，底棲及游泳动物种类不少，惟数量不丰。深度在2500米以上的深海区是安静的无光区，温度低而压力大，生物極为稀少。在广大的海面及洋面有充足的陽光，这里有大量的飄浮动物和少量的游泳动物。营飄浮生活的，如下古生代时的大部分筆石；具有外壳的头足类死后，其外壳在海面飄浮。还有一些动物，本身不营飄浮生活，但附在木片或其他动物身上，随波飄浮，可称假飄浮。这些广布海面的飄浮者可以沉入任何地点，而在不同的地区保留成为化石。

生物群、屍体群、埋藏群、化石群　　上面已經提到，生物与其环境密切地联系着、适应着。在同一环境可以有不同的生物繁殖，互相适应，造成生物整体，这就是生物群(圖1—20)。由于某种原因而引起生物集体死亡，或由于某种原因先后死亡的生物集合体，即形成屍体群。屍体群經过及时埋藏，不遭破坏，就变为埋藏群。最后通过石化作用，部分的埋藏遺体才成为化石群。所以从屍体群开始，經过一系列变化过程，最后才可以構成化石群。

底棲生物由于依附底層生長，其死后遺体易于積聚在原來生活的处所；这些遺体如果經过迅速的埋藏，可以就地保存成为化石；但在受到海浪影响的淺水地区，底棲生物遺体往往被搬运到另外的地区，大多不能就地保存下來。飄浮生物的遺体可以沉積于飄流所到的任何地区。游泳生物也因活动的范圍比較广泛，它們的遺体積聚的地方也不一定代表原來生活的地帶。因此，化石群有的是由于当地埋藏而变成的，也有的代表異地迁移而來的。化石的一些特征，保存方式及其在沉積物中存在的条件等，可能帮助我們解决当地埋藏或異地埋藏的問題。例如同一地点的地層中發現許多保存完整的、不滚圓的瓣鰓类外壳，可以推想原來动物就住在这里；或者是离該地很近。尤其是当鑽孔动物的貝壳仍保存在鑽孔时，就更可以推想原來动物就住在今天發現的地点。



圖 1—20. 黑海海底的生物群（据达維塔什維里）

Ⅰ—岩岸的生物群；Ⅱ—砂底的生物群；Ⅲ—海草中的（深海灣中）生物群；Ⅳ—牡蠣类的生物群；Ⅴ—瓣鰓綱貽貝屬軟泥的生物群；Ⅵ—*Phaseolina* 軟泥的生物群；Ⅶ—硫化氫H_2S环境的微生物；Ⅷ—浮游生物群

古生物学發展簡史

最早認識化石意义的人，应首推十二世紀的我國南宋学者朱熹（1130—1200），他說：“曾見高山有螺蚌壳或生石中。此石即旧日之土，螺蚌即水中之物，下者却变而为高，柔者却变而为剛。”他对螺蚌化石的成因，作了正确而扼要的説明，不过由于当时中國的封建社会本質限制了对科学的研究，因此，这些銳敏的观察和正确的解釋未能繼續發展。

在十五世紀以前欧洲的人們还不知道什么是化石或古生物。文化發达最早的埃及人們曾在其附近的山石中看到过蚌壳，于是有人以为埃及在古代曾有洪水氾濫，又有人看到这些石头中的蚌壳保存完整，花紋清晰，便以为这是“大自然的雕塑力”或“大自然的遊戲”等。

十六世紀时意大利北部开鑿运河，意大利学者达·芬奇（1452—1519）在运河工程中發現了許多化石，曾引起人們的热烈討論。許多人以为这些化石是自生的，而芬奇指出：“这些化石是曾經生活在淹盖当地大海中的生物遺体。”

十八世紀俄國偉大学者罗蒙諾索夫(1711—1765)給化石以正确的解釋，他認为这些是生活在另一个歷史时期的生物遺体。但当时正当教会控制一切学術的时代，他們把化石的發現当为大洪水曾經氾濫的科学証据。因此罗蒙諾索夫的正确观点并未立即得到应有的重視。虽然如此，十八世紀林納（1708—1778）的著作和他的二名法的建立，对古生物分类学及資料的收集大有帮助。

到上述的时間为止，中外学者僅对古生物概念的萌芽及确定起了一定作用；他們并未建立眞正的古生物科学；虽然已有了一些正确概念，且本期的后期已經收集了一些資料，但眞正的古生物学的科学史还在这以后才开始，可分三个階段：

古生物学史的第一階段（十八世紀后半至十九世紀初）是古生物地層学的建立时代。此階段是以英國的斯密特（1769—1839）、法國

拉馬克（1744—1829）及居維叶（1769—1832）为代表。斯密特青年时代曾作土地測量員，由于职業关系，曾旅行許多地区，在地層中發現化石，逐漸收集了許多不同層中的标本，因而發現不同地層中有不同的化石，这是第一次用化石來划分地層。

法國居維叶是古脊椎动物学的創始人，他逐層研究了巴黎盆地中的脊椎动物化石。虽由此而倡唯心的災变說，但居氏对古脊椎动物比較解剖学的研究，貢献是巨大的。拉馬克曾用進化观点研究古无脊椎动物学。

古生物学史第一階段的特点是：首先利用古生物方法研究地層，收集了大量古生物資料，且为达尔文学說的創立打下了基礎。

古生物学史第二階段开始于达尔文学說的發表（1859）以至十九世紀末，这是進化古生物学时代。在这个階段利用了前一階段的大量資料加以整理，建立古生物各种屬間的联系，不再停留于形态的研究了。此階段的研究特点即是辯証的生物学与形而上学的斗爭的开始。俄國偉大古生物学者甫·奥·科瓦列夫斯基（1842—1883）是本階段突出的代表。他証明化石是曾生活于某一定环境下的生物遺体，古生物隨着环境变化因而变化發展。他所研究的馬和象的演化系列是出名貢献之一，无疑地他奠定了進化古生物学的基礎。卡尔宾斯基（1847—1936）是俄國科学院第一任院長，曾有許多古生物学著作，是本期另一位卓越的進化古生物学者。

古生物学史第三階段始于十九世紀九十年代迄今，是古生物学与生產实踐更密切結合的时代。此階段中仍是在大量地收集資料。由于資本主义世界向殖民地侵略，研究区域日益擴大，自本世紀初期起古生物学始成为名符其实的独立科学。由于古生物学与工業的联系——尤其是石油及煤田工業發展以來，鑽井岩心的对比促進微体古生物学的大量發展。此外学者們進一步發現只研究古生物形态不能解决基本問題，因而注意到生物生活环境的研究。俄國的卡尔宾斯基（1847—1936）及比利时的道罗（1857—1931）是最早的古生态学者。因此，全面的

古生物学是最新階段的基本特征。对古生物学者的要求，不單是認識古生物化石，而应該將生物發展与沉積环境、古地理变迁及大地構造發展全面联系起來。

上述古生物学史的几个階段主要是國外的情况。若論我國，直至近代（1910年后）才有少数学者注意研究我國的古生物学，作出重要貢献。如中國科学院副院長李四光关于紡錘虫的研究，趙亞曾关于腕足动物（尤其是長身貝类）的分类，不独方法嚴謹，而且結合華北、華东煤層層位問題，提出極有实际意义的結論。孙云鑄研究寒武紀和奥陶紀的三叶虫、奥陶紀的海林檎、奥陶紀和志留紀的筆石以及二叠紀的头足类，發表了許多有价值的專刊及論文。楊鍾健关于我國恐龍类，斯行健关于我國的古植物均各有特殊貢献。裴文中發現中國猿人，并研究各期石器，对于人类远古文化提出重要結論。

我國古生物学工作的現狀 我國目前有兩个古生物学研究机構，都屬于中國科学院領導。一个是古生物研究所，所長斯行健是知名的古植物学專家。所內关于无脊椎动物重要各类，如头足綱、三叶虫、腕足动物、苔蘚虫、介形虫等均有專人从事研究，并有重要論文發表。另一个研究机構是古脊椎动物研究室，解放以來在楊鍾健主任領導下積極展开古脊椎动物及人类化石的研究，發表过若干重要論文，作出重要貢献。

地質部的地質礦產研究所——地層古生物学研究室和孢子花粉研究室，在名古生物学家孙云鑄領導下正展开工作。

此外，北京地質勘探学院、長春地質勘探学院、成都地質勘探学院、北大、南大、西大、中南礦冶学院……等都分別設有古生物教研室或地史古生物教研室（組），指導古生物学的教学，編寫教材，并从事科学研究工作，为我國古生物的發展而奋斗。

总之，目前我國地質事業突飛猛進，在我國國民經济發展中占着十分重要的位置，而古生物学和其他有关的地質学科一样，正發揮着它应有的作用，协助解决重要的地質礦產問題。

第二章 原生动物門（Protozoa）

一般特征

原生动物是微小的單細胞动物，它由原生質与一个或几个細胞核組成，因此与多細胞动物有顯著的区别。單細胞的原生动物是独立活动的生物，具有完整的生物体所特有的一切主要生活机能，如新陈代謝、刺激感应性、运动、繁殖、对环境的适应等。因此它絕不等于多細胞动物的任何一个細胞。

原生动物身体常可分成个别部分，每部分各营不同的生活机能，称为类器官（小器官），以便与多細胞动物的眞器官区别开來。

有些原生动物依賴变形的原生質的突起（伪足）运动；有的是靠着固定的細絲狀構造，即鞭毛或纖毛而运动。原生动物的类器官决定原生动物組織的复雜性，但却不失其單細胞性。

原生动物多数生活在海水或淡水中，但也有生活在土壤里的。还有很多寄生在其他动物和人类的体內。

根据运动类器官的構造，原生动物一般分为四綱：即鞭毛虫綱（Flagellata）、纖毛虫綱（Ciliata）、胞子虫綱（Sporozoa）和根足虫綱（Rhizopoda）。

鞭毛虫綱

身体前端具有一根或几根鞭毛，作为运动类器官，例如眼虫（圖2—1）。眼虫原生質內充滿了叶綠素，能夠進行光合作用其营养与眞正綠色植物相似，因此不少植物学家把鞭毛虫綱列入低級植物范圍；

但由于鞭毛虫的能动性，且除了植物性营养外，它还包括动物性营养的代表，又顯然可列入动物界。这正可說明鞭毛虫綱的原始性和低級性。本綱沒有化石。



圖 2—1. 眼虫
(*Euglena viridis*)

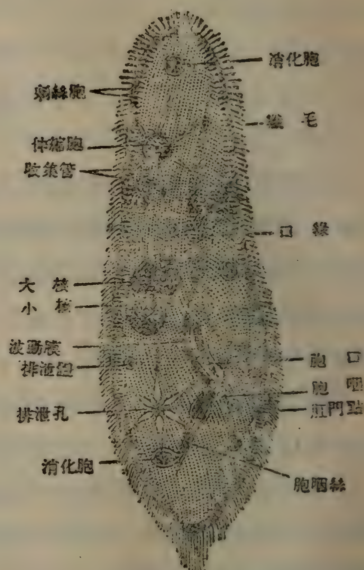


圖 2—2. 草履虫
(*Paramaecium caudatum*)

纖 毛 虫 綱

身体被以纖毛，賴纖毛顫动以运动，例如*Paramaecium* sp.（草履虫）（圖2—2），无化石代表。

胞 子 虫 綱

在个体生活史中有特殊繁殖胞子階段的寄生原生动物，例如：日瘧胞子虫（*Plasmodium vivax*）。本綱无化石代表。

根 足 虫 綱

身体各部能形成伪足，伪足变化，或伸或縮，因此使身体运动，例如变形虫（*Amoeba proteus*）（圖2—3）。变形虫代表根足虫綱的一个目；此外还有太陽虫目、有孔虫目和放射虫目。太陽虫目偶具二氧化矽骨骼，但沒有化石。有孔虫目和放射虫目，因有各种外壳，可保存成为大量化石，也正是我們应該注意的。



圖 2—3. 变形虫（*Amoeba proteus*）

有 孔 虫 目（Foraminifera）

有孔虫目的特征 具網狀伪足，几乎都有外壳，壳內外均可見原生質（圖2—4）。壳少数是單房，多数是多房，由几丁質、砂粒、碳酸鈣或二氧化矽（較少）組成。多数伪足通过壳上小口，向外伸出，

司运动和攝取食物的作用。細胞核一个或数个。

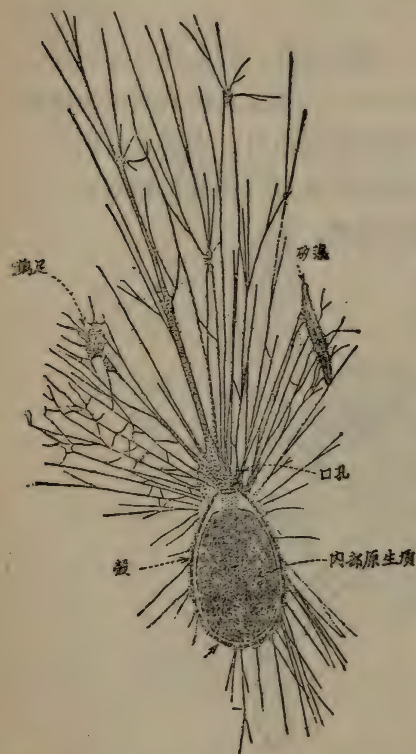


圖 2—4. 現代具几丁質壳的淡水有孔虫(*Allogromia*)(据 J. A. Cushman)



圖 2—5. 有孔虫 *Elphidium* (*Polystomella*) *crispum* 的生活史

有孔虫的生活史 惹人注意的是**世代交替**的現象，即同一种的个体經过**有性生殖**与**无性生殖**互相交替的階段。有性生殖的个体分泌具有微小初房和較大的外壳，称为**微球型**；无性生殖的个体分泌具有大

的初房而形体較小的外壳，称为顯球型；換句話說，在有孔虫生活史中，微球型个体行无性生殖，產生顯球型个体，而顯球型个体行有性生殖，產生微球型个体；有性生殖与无性生殖交互出現，造成在同一地点許多代表同种的双形壳。如現代有孔虫 *Elphidium*（*Polystomella*）*crispum*（圖 2—5）；古生物的例子，如貨幣虫 *Camerina*（*Nummulites*）sp.（圖2—6）及紡錘虫。

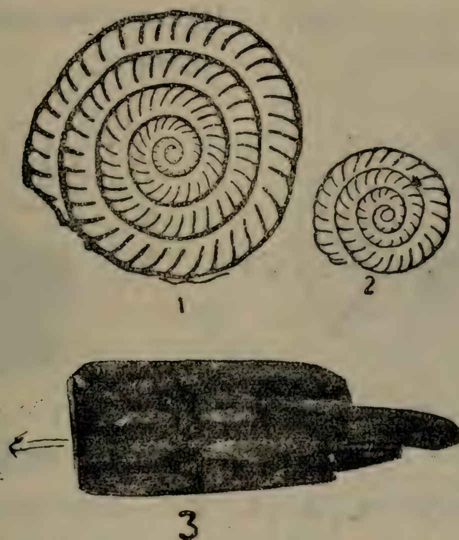


圖 2—6. *Camerina* sp.及*Parafusulina*(拟紡錘虫)(貨幣虫)的双形現象
1—微球型壳； 2—顯球型壳

个体發生与种族進化的重演 有孔虫的硬体（外壳），自幼至大，逐漸增長，每个階段的外壳形成之后，便固定了，不受后來原生質活动的改变；因此，整个硬壳足以反映个体發生各階段。根据生物發生律，大体上講，个体發生是种族進化急速的复演，因此我們研究各种有孔虫壳的变化，可以發現不同屬种的親緣关系。例如 *Pyrgo*（圖2—7）的初期壳房（至少在微球型壳）似*Quinqueloculina*（五玦虫）（圖2—8），中期似 *Triloculina*（三玦虫）（圖 2—9），也就是說



圖 2—7. 有孔虫 *Pyrgo bradyi* (Schlumberger)

*Pyrgo*的个体發生反映了它祖先五玦虫和三玦虫的特征。

有孔虫壳的特征 有孔虫壳通常是極微小的，長由 1 毫米起以达数毫米，較大者如現代繁殖于熱帶及亞熱帶淺海中的个别屬种和化石中的貨幣虫，其直徑可达30毫米。

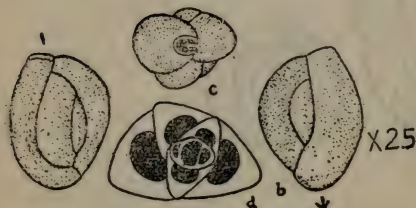


圖 2—8. *Quinqueloculina.vulgaris* (五玦虫)

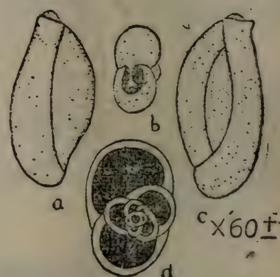


圖 2—9. *Triloculina laevigata* d'Orbigny (三玦虫)

最早的壳是由原生質分泌的几丁質（一种有机化合物）組成的，其后几丁質外粘着外界的砂粒，即形成砂質壳。粘合砂粒的物質是由原生質分泌出來，可以是多样的，如几丁質、鉄質、矽質或鈣質。如果有孔虫分泌很多粘合物，它利用的外物便減少了，終于形成光滑的壳子。根据顧什曼（J.A. Cushman）的研究，从几丁質及砂粒壳演变成为純灰質壳的过程，在个体發生中，可以观察得到。

几丁質壳見于 *Allogromia*（圖2—4）；砂質有孔虫如 *Saccammina*（砂囊虫）（圖 2—10）攝取海底的物質，如砂粒、海綿骨針或其他有孔虫的壳片等構成外壳。矽質壳也有，但極少。

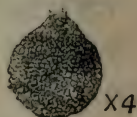


圖 2—10. *Saccammina sphaerica* M. Sars. 現代

有孔虫壳大部由石灰質組成，就其結構，可分为无細孔石灰質壳及多細孔石灰質壳兩种。前者除壳口外，壳壁上沒有其他細孔，壳面緻密，具陶瓷狀光澤并呈褐（藍白）色，半透明，例如*Quinqueloculina*（圖2—8）。多細孔有孔虫壳，除壳口外，有許多垂直壳面的細孔，壳質屬透明体（細孔直徑依种屬而有不同），例如 *Amphistegina*（圖 2—11）的細孔直徑为0.01毫米而*Carpenteria*为 0.1 毫米。

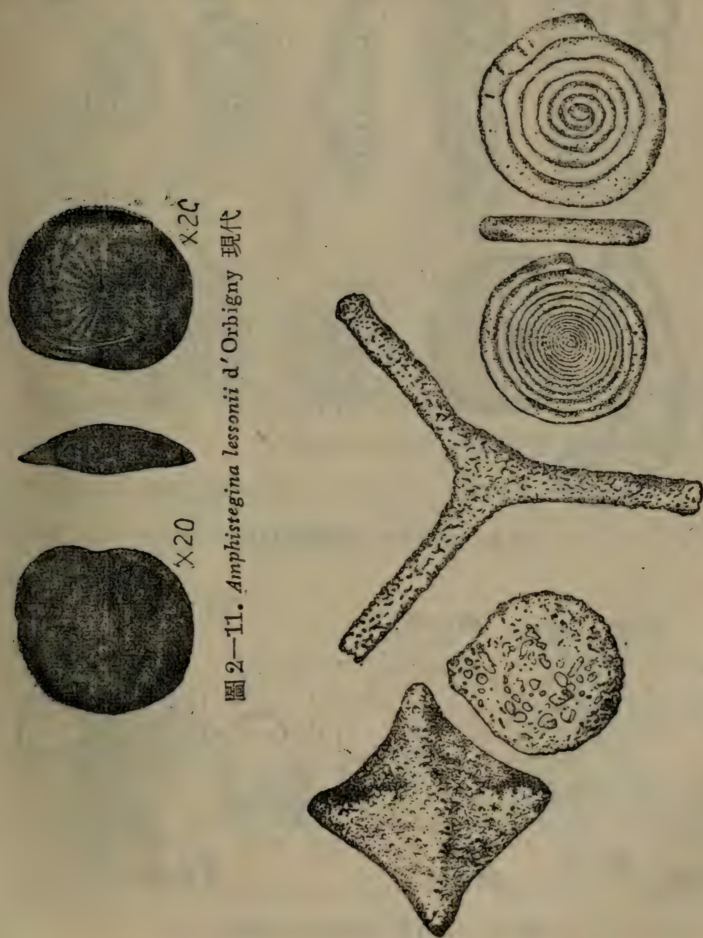


圖2—11. *Amphistegina lessonii* d'Orbigny 現代

圖2—12. 有孔虫單房壳形　放大多倍

自左而右：左2—*Saccammina*；左3—*Rhabdammina*；左4,5,6—*Ammodiscus*

壳的結構有單房及多房之分：單房壳分直、弯、旋等形狀（圖2—12）；多房壳也有直、弯、旋等形；多房壳又可分为單列、双列、三列及多列或早期双列而后期單列等；少数是不規則的（圖2—13）。多房壳的內部由多数隔壁分隔而成。隔壁与壳壁接触处称为隔壁綫。旋壳中央凹陷則成臍（圖2—14）。



圖2—13．有孔虫多房壳形

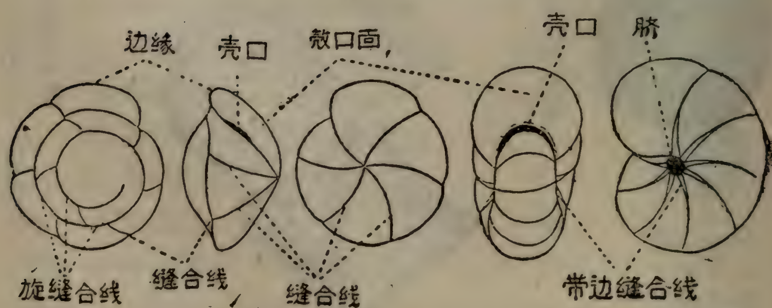


圖2—14．有孔虫旋壳各部名称

有孔虫的壳口有圓形、裂隙狀、排口狀、篩狀、瓣狀等，且其位置也可有不同（圖 2—15）。



圖 2—15. 有孔虫壳口（塗黑处）的各种形狀

有孔虫的生态 大多数有孔虫是底棲的，爬行于海底泥沙上或附着于海底其他物体上。几乎所有的有孔虫在發育初期均能自由移动，但也有自早即营固着生活的，如*Carpenteria*（圖 2—16），少数是浮游的，如*Globigerina*（抱球虫）（圖 2—17），*Rotalia*（車輪虫）（圖 2—18）。

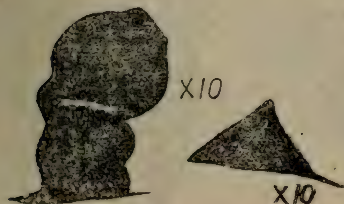


圖 2—16. *Carpenteria proteiformis* Goës 現代

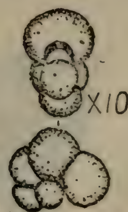


圖 2—17. *Globigerina lulloides* d' Orbigny

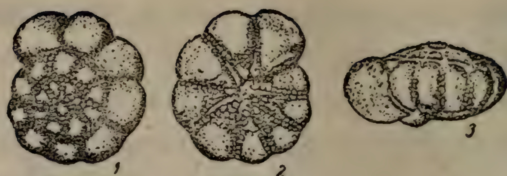


圖 2—18. *Rotalia deccarii*

純几丁質壳可作为半鹹水有孔虫的特征。有时某些灰質有孔虫，例如*Elphidium* 的一些种，当它們進入半鹹水或淡水以后，由于灰質壳中的石灰質丧失，便变成几丁質壳。砂質壳只能屬于底棲而海面浮游的有孔虫則有多孔的灰質壳。壳內有时具次生骨骼，增加壳的重量，这說明是底棲有孔虫的特性。由此可見，壳的成分和構造是同生活环境有密切关系。

有孔虫目的分类 根据壳質、壳形構造、个体發生以及各个屬种在地層中出現的順序等，可以确定各类有孔虫的親緣关系，提出系統分类。按照格拉士納（M.F. Glaessner）的綜合研究，整个有孔虫目可分为7个超科，包括37科。超科的主要特点及举例，見下表。內孔虫超科（Endothyridea）的紡錘虫科在我國特別重要，將比較詳細地介紹于后。我國学者李四光与陈旭研究中國有孔虫尤其紡錘虫类，在地層学上貢献很大。

Saccammina M. Sars（砂囊虫）壳一般非固着，砂粒質，近球狀；壳口單个且具短頸。志留紀至現代（圖 2—12）。

Textularia Defrance（串珠虫）壳長形，側面叶狀、斧狀、三



圖 2—19. 左—中—*Cribrostomum textulariforme* Möller;
右—*Textularia* Defrance

超科＼特点	壳壁成分及構造	隔壁性質	外壳構造	壳口性質	举例	时代
Astrorhizidea	砂質	單房，无隔壁	管狀、星狀、近球狀	簡單，位于前壁頂端	*Saccammina*	侏罗紀→現代 志留紀→現代
Lituolidea	高級壳壳壁具不規則溝道	簡單	直、單列、平旋、錐旋、双列或复雜	变化不定	*Textularia*	石炭紀→現代 石炭紀→現代
Endothyridea	低級壳砂質，較高級壳为纖維狀或粒狀灰質	分層复雜，細孔壳	一般平旋（少数壳松旋）	位于前壁底或无	*Endothyra* Fusulinidae （紡錘虫科）	泥盆紀（？） 石炭紀→三叠紀 石炭紀→二叠紀
Miliolidea	灰質，无細孔壳	一般簡單極少复雜	一般沿不同平面旋曲或平旋	在壳前壁：簡單、牙齒狀或篩狀	*Quinqueloculina* *Pyrgo*	石炭紀→現代 侏罗紀→現代
Lagenidea	灰質細孔壳	簡單（很少为單房）	單列、直、无、平旋、松旋或沿縱軸排列	在壳前壁：放射狀極少是簡單的	*Lagena* *Nodosaria*	侏罗紀→現代 三叠紀→現代
Buliminidea	灰質細孔壳	簡單	錐旋→双列及單列	位于前壁底部簡單或牙齒狀	*Bulimina*	白堊紀
Rotaliidea	灰質細孔壳	簡單或复雜	錐旋以至平旋或不規則	一般位前壁底部有多数口孔	*Rotalia* *Globigerina* *Camerina*	上白堊紀→現代 白堊紀→現代 ←第三紀

角狀；横切面为長方形。早期旋曲（至少在微球壳），后期为双列；壳口裂隙狀，位于前壁底部附近。石炭紀至現代（圖 2—19）。

Endothyra Phillips（内孔虫）壳旋卷，或多或少是包旋的，有臍，旋圈少（至多四个）；多房，在最后旋圈中有15个房室；壳口簡單，位于前壁底部。泥盆紀至二叠紀（圖 2—20）。



圖 2—20. *Endothyra bowmani* Phillips × 35

Quinqueloculina d'Orbigny（五玦虫）房室延長，沿横短軸旋曲，每一旋圈有兩个房室，但前后各圈的房室發生在五个不同的平面上。侏罗紀至現代，始新世極盛（圖 2—9）。

Pyrgo Defrance（同义名：*Biloculina* d'Orbigny）（双玦虫）透鏡狀以至球狀；初期房室（至少在微球型壳）排列如 *Quinqueloculina*，成長期每圈有兩个房室。侏罗紀（？），白堊紀至現代（圖 2—8）。

Lagena Walkes and Jacob（瓶虫）單房；球狀、椭圓形、紡錘形，壳面光滑或有紋飾；壳口單个，簡單或放射狀，常具口頸。侏罗紀至現代（圖 2—21）。

Nodosaria Lamarck（節房虫）壳由直列的球形、椭圓形或圓形房室組成，隔壁綫与壳軸垂直；壳光滑或具有各种紋飾；壳口位前壁正中，放射狀。泥盆紀（？），二叠紀至現代（圖 2—22）。

Globigerina d'Orbigny（抱球虫）圓錐旋狀，很少是平旋；早期扁平，后期球狀；壳面常具細網格及小刺；口大，有时在隔壁綫上出現副壳口，最后一圈壁薄，形狀不規則。侏罗紀（？），下白堊紀至

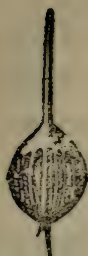


圖 2—21. *Lagena* sp.



圖 2—22. *Nodosaria* sp. ×15

現代（圖 2—10）。

Camerina Bruguieire（＝*Nummulites* 貨幣虫）壳圓盤狀，由无数包旋旋圈所組成，旋圈被隔壁分成为許多房室。次生堆積物形成小柱或僅呈節瘤狀。軸切面可見壳边緣加厚部分及水溝。始新世至漸新世（圖 2—6）。

紡錘虫科（蜓科）（Fusulinidae）❶

本科最早代表自中石炭紀出現，演化迅速，至二叠紀末絕滅。紡錘虫有很多屬种，在古生代后期形成絕好的分帶对比化石。我國学者李四光研究紡錘虫的細微構造及分类，有特殊貢献。

紡錘虫一般大小如麥粒，但早期的較小，長僅約 $\frac{1}{2}$ 毫米而后期的个別代表可达35毫米。一般是紡錘形，或呈橢圓形、球形或透鏡形，沿軸包旋，少数松卷；多房。

旋壁包括原壁及次生壁：原壁由一層清晰透明的方解石（透明層）和一層薄的黑色外層（緻密層）組成；次生壁（表壁）是半透明的灰色薄膜（內、外壁蓋）（絕大多数見于中石炭紀）（圖 2—23）。在進化的屬种中（上石炭紀起）透明層变为蜂巢層（圖 2—23）。旋壁可分四种，即（1）單層式：最近研究已指出以前認为低級紡錘虫的單一旋壁，在保存完好的标本，可分为 3 — 4 層；

❶C. O. Dunbar在 J. A. Cushman: Foraminifera（1948）一書中把紡錘虫类划分为紡錘虫科及新希氏虫科兩科，但本篇仍沿用广义的紡錘虫科。

（2）三層式，即外壁蓋（透光），緻密層隔膜（黑色），內壁蓋（淡色）；（3）四層式，即外壁蓋及緻密層（黑色），透明層（透明），內壁蓋（黑色）；（4）二層式，即緻密層（黑色）及蜂巢層（淡色）。紡錘虫类的整个旋壁正常地具有細孔，蜂巢層的孔甚大，但緻密層的孔極小，很难辨出。蜂巢層細孔的直徑以及旋壁的厚度是鑑別种的根据之一。在保存完好的标本中透明層也有微小的孔，不易分辨。

旋壁在生長过程中多次內曲而成为隔壁（但僅由緻密層組成），最后生成的則称为前壁，隔壁在壳面上表現为隔壁溝（圖2—23）。

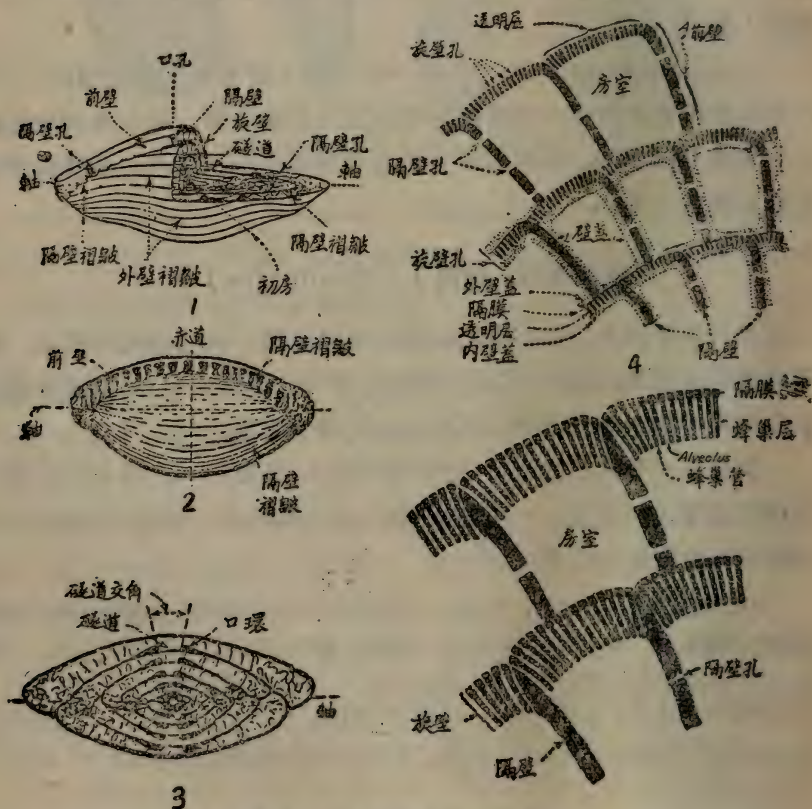


圖2—23．紡錘虫壳的結構

1—壳的¼切去，示內外構造；2—口視圖；3—軸向切面；4—似紡錘虫旋壁構造（四層式）；5—希氏虫旋壁構造（蜂巢層二層式）

隔壁有的是平的，也有的在兩極褶皺或全部褶皺；褶皺特別強烈时，可以形成旋向溝（圖 2—24）；在進化屬种中房室有时由蜂巢層延長的旋向及（或）軸向小隔壁，分隔为小室（圖 2—25）。

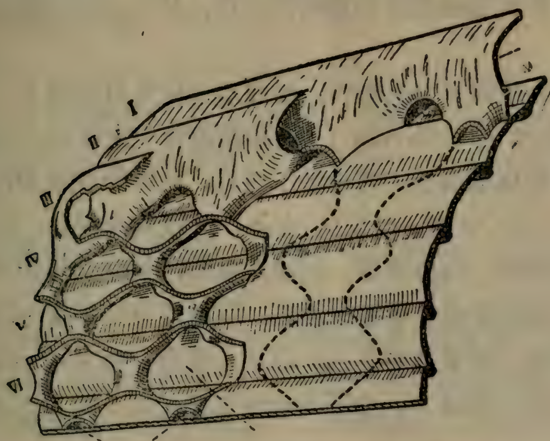


圖 2—24．*Parafusulina*的旋向溝（虛綫內）

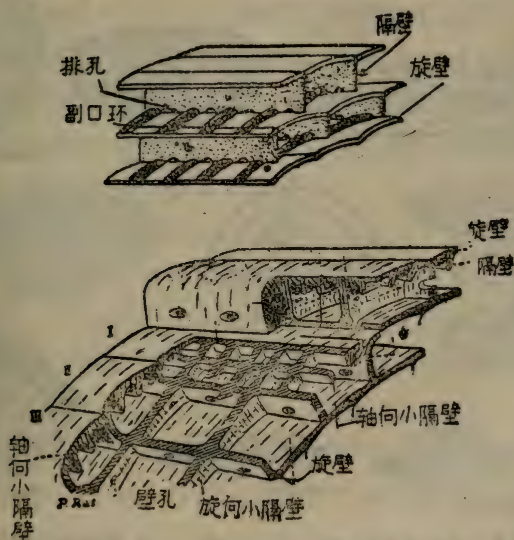


圖 2—25．*Neoschwagerina* 的立体結構圖

在壳内中心部分，隔壁底部每具一缺口，各缺口前后相通，形成旋向隧道。在若干屬中，緻密的次生壳質堆于隧道兩旁，称为口环（旋脊）（圖2—23）。在费氏虫和新希氏虫口环变为副口环(圖 2—25）。这是一排口孔間連續的或不連續的旋脊。其他次生堆積充填着軸向房室的兩端。

壳中心初生部可呈双形的。微球型初房可以接着 2—3 个斜旋的旋圈(内孔虫式 Endothyroid）。在高級屬种中微球型壳与顯球型壳大小懸殊。根据構造特征，可分若干亞科，玆僅介紹重要代表屬如下。

Staffella Ozawa (斯氏虫)壳小，球狀或橢圓狀，臍部略露；旋軸一般是最短軸，边緣寬圓；隔壁溝顯著；旋壁由緻密層、透明層、内壁盖、外壁盖組成；隧道底而窄，隧道頂角往往是小的；口环較其他紡錘虫發育，其長达房高 $\frac{1}{2}$ 以上，長自口环至軸一端之半或全長。下石炭紀（苏联），中石炭紀至二叠紀末（圖 2—26）。



圖 2—26．紡錘虫科（Fusulinidae）各重要屬的軸切面

Fusulinella Möller（似紡錘虫）壳小，紡錘狀；旋壁由緻密層、透明層及內外壁盖組成；隔壁中部几乎是平的，兩極附近略有褶皺；隧道及口环極發育。不同于 *Fusulina* 处是隔壁褶皺微弱，而口环較發育。中石炭紀（圖 2—26）。

Fusulina Fischer de Waldheim（同义名 *Schellwienella* Staff 及 Wedekind）壳紡錘狀或近圓柱狀；旋壁如 *Fusulinella*；隔壁完全規則地褶皺，構成稜形小房室；口环变化，一般不發育。中石炭紀（圖 2—26）。

具有極薄旋壁的类似屬，为 *Quasifusulina*，見于上石炭紀二叠紀。

Triticites Girty（麥粒虫）壳近球狀至橢圓狀；旋壁由緻密層及蜂巢層組成，时或有外壁盖；內数圈对称；隔壁褶皺不顯著或強烈地只出現于軸部，未形成小房室；具有隔壁孔；口环甚發育。上石炭紀至下二叠紀（圖 2—26）。

Schwagerina（Möller）（希氏虫）壳膨脹紡錘狀以至近圓柱狀；旋壁由緻密層及蜂巢層組成；內数圈近圓柱狀，外数圈慢慢地擴大；隔壁或多或少是褶皺的，与相鄰隔壁褶皺接触，因而划成圓的小房室；隧道低；口环缺，或在初生[1]部僅有痕跡；軸部發生次生沉積。上石炭紀至二叠紀初期（圖 2—26）。

Pseudoschwagerina Dunbar 及 Skinner（假希氏虫）壳膨脹紡錘狀以至近球狀；旋壁由緻密層及比較薄的蜂巢層組成；初生部 2—5 圈，緊旋如 *Triticites*，但成年各圈迅速擴大成为松卷；隔壁几乎是平的或平緩，不規則褶皺，褶皺疏开，前后未接触；隧道低，裂隙狀；口环僅見于初生部或在后生圈上留着口环痕跡。分布广，而層位在國外認为是僅限于二叠紀底部，我國限于上石炭紀（圖 2—26）。

Parafusulina Dunbar 及 Skinner（拟紡錘虫）壳形延長，紡錘

---

[1] 初生部指初房及开始的几个旋圈。

狀至近圓柱狀；旋壁構造如 *Schwagerina*；隔壁褶皺規則而且很深，結合而成旋向溝；双形現象顯著，微球型壳甚大。二叠紀（圖2—26）。

Verbeekina Staff（費氏虫）壳大，球狀至近球狀；旋圈及房室均多；旋壁薄，由緻密層及蜂巢層組成；隔壁平，向前傾斜約70°；隔壁底部排孔低，橢圓狀，很多；副口环發育，自外而內其高度逐漸減少，几至消失（圖2—26）。

僅在最外部各圈的副口环延伸达整个房室的寬度，使前后房室中的口环連成整条；初生部內孔虫式，十分緊旋。二叠紀。

Misellina Schenck 及 Thompson（瓜形蜓）（同义名 *Doliolina* Schellwien）壳小，橢圓狀以至近球狀或兩側压扁，初生部內孔虫式；旋圈常少于8；房室極多；旋壁厚，由緻密層、厚蜂巢層及薄內層所組成；隔壁平，底部排孔及副口环全面發育。二叠紀（圖2—26）。

Neoschwagerina Yabe（新希氏虫）壳大，肥厚的紡錘狀或橢圓至近球狀；旋圈多而低；旋壁由緻密層及改变的蜂巢層所組成；隔壁平，附有自蜂巢層下垂的小隔壁，每房室中有1—3条軸向及旋向小隔壁；隔壁底部的排口及副口环甚發育。二叠紀（圖2—26）。

紡錘虫的系統演化 大体上講，紡錘虫的演化可分二个方向：第一个方向是旋壁構造自透明層演变为蜂巢層，隔壁褶皺由微弱轉趋強烈，口环从顯著到消失；上述各屬中，*Staffella*→*Fusulinella*→*Triticites*→*Schwagerina*→*Parafusulina* 代表这样一系列的变化。第二个方向是旋壁構造的变化如上，即自透明層变为蜂巢層，但在若干种屬發展为小隔壁，隔壁除兩極外不發生褶皺，从有口环發展为具有副口环；从原始 *Staffella* 發展为 *Misellina* 或 *Neoschwagerina* 等。可以这样假定，原始的 *Staffella* 一部分較为保守，自下石炭紀至二叠紀末均有其代表，但另一部分則分别沿上述兩条方向發展。个别代表在旋壁的变化方面顯示特殊。

有孔虫目的分布 現代絕大多数的有孔虫生活海中，屬淺海移动底棲动物。热帶淺海中有孔虫最为丰富，但某些有孔虫如抱球虫 *Glo-*

bigerina 則为浮游生物，其外壳可沉積在很深的海底。

从地史分布看，石炭紀以前的有孔虫为数不多，且鑑定上仍有問題。石炭紀地層中开始有很多不同屬种的代表，并且其外壳时或由于大量堆積，形成造岩原料，例如西欧英、比等國的 *Saccammina* 石灰岩。

在中國、苏联、越南、日本、地中海区及北美的石炭系中都有紡錘虫灰岩。紡錘虫外，还有 *Endothyra*（內孔虫），*Textularia*（串珠虫），*Cribrostomum*（櫛口虫）等。二叠紀地層中紡錘虫类及串珠虫类仍多。

我國南部及西北地区的石炭系、二叠系以及北方的石炭系每富含紡錘虫化石。由于有孔虫类体積微小，分布广泛，但大量出現，对鑑定層位尤其在岩心对比上，極为重要。

三叠紀的有孔虫較少，僅有若干 *Endothyra*（內孔虫），*Nodosaria*（節房虫），*Textularia*（串珠虫）的代表。侏罗紀的有孔虫更不多見。

有孔虫在白堊紀又大量出現，往往造成岩層（白堊），主要代表有 *Textularia*（串珠虫），*Globigerina*（抱球虫），*Quinqueloculina*（五玦虫）等。

自始新世起，現代型的有孔虫类繁盛起來了。第三紀地層中的許多有孔虫，例如 *Camerina*（貨幣虫）也起着顯著的造岩作用。

放射虫目（Radiolaria）

放射虫是具有輻射伪足的根足虫类，原生質軟体被几丁質的硬中心囊分为囊內与囊外兩部，这兩部是通过中心囊上的小孔互相連結的（圖2—27）。小孔的排列各有不同，可为划分亞目的根据。

中心囊外原生質具有大格子的構造，大多数分泌美丽的矽質或硫酸鍶骨骼。骨骼的形狀是極端复雜的，它們或穿入全部原生質，或只位于囊外原生質中，由許多單独的骨針組成；或具篩狀構造；有时形

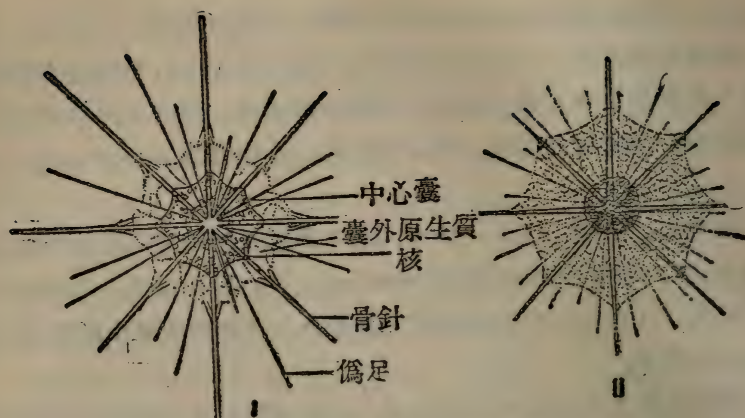


圖 2—27. 放射虫兩种結構

成几个圓球，球与球間以放射小骨柱連結；有时則成为平盤狀（圖 2—28）。

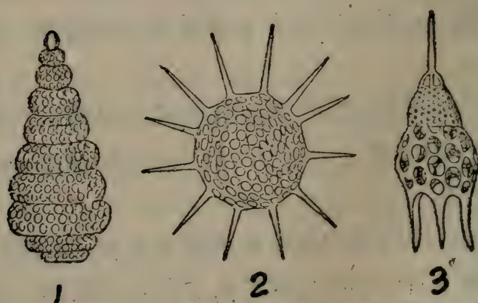


圖 2—28. 几种放射虫外形（放大，据 Woods）
1— *Lithocampe tschernyschewi*（泥盆紀）
2— *Trochodiscus longispinus*（石炭紀）
3— *Podocyrtis schomburgki*（第三紀）

放射虫屬純海產原生动物，繁殖于海洋表層，它的骨骼沉入海底，形成放射虫軟泥。放射虫最早出現于前寒武紀地層，其后零星發見于古生代、中生代、新生代地層中；欧洲上白堊系中的燧石是放射虫骨骼不断堆積的結果，然而它們分布不广，完整化石不多，因此不能作为标准化石。

第三章　海綿动物門（Porifera 或 Spongia）

一般特征

海綿是最原始的多細胞动物，它的細胞分化为內、外兩層，外面的是外胚層，里面的是內胚層。这兩層的細胞在結構与功能上各不相同，換言之，即具有不同的組織。由于所处位置不同，不同胚層的細胞，便具有不同的功能，或司运动，或司保护，或营新陈代謝。海綿的外層細胞組成低級的表皮組織，但还沒有肌肉、神經等組織，更沒有



圖 3—1. 現代指海綿*Grantia*一般形狀，体壁切去一小塊露出体內構造

特殊器官，所以它是最低等的多細胞动物。

海綿是水生动物，絕大多数產于海中。成年的海綿形成底棲固着的群体，外形通常是杯狀、囊狀、盤狀或呈不規則。体積大小不一，从几毫米至 1.5 米（圖3—1）。

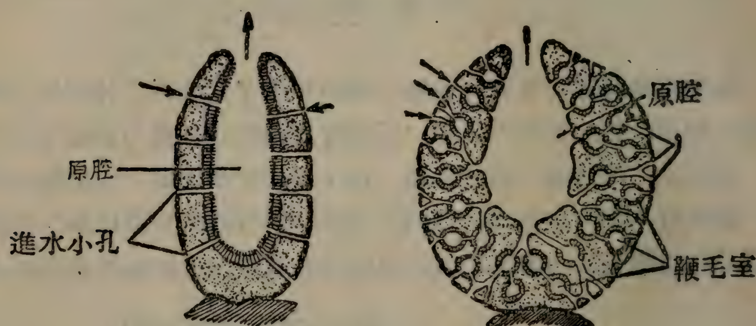


圖 3—2. 鈣質海綿縱剖面
箭头示水自小孔進入体內而自頂部大孔排出

海綿体的外層有无数大小不一的孔；小的为進水孔，大的为出水孔(圖3—2)。進出小孔間有輸水溝系貫穿着，水道局部擴大的部分則称为鞭毛室（圖3—3）。鞭毛室的墻壁复以鞭毛領細胞（圖3—4）。領細胞一般構成海綿內胚層，鞭毛擺动可使食物微粒与需要的氧气与水一起進入海綿体中，而新陈代謝的產物与流進的水一同自原腔經出水口排出体外。



圖 3—3. 鞭毛室

外胚層和內胚層之間有凍膠狀間体（中膠層）和源出外胚層的各种类型的細胞，如生殖細胞与分泌骨骼的細胞。

大多数海綿具有骨骼，而骨骼大半是由單个的小的各种形狀的石灰質或矽質的骨骼針構成。某些海綿的骨骼則由有机質—海綿絲－構成。骨骼的形狀具有很大的分类意义，因为在海綿的每一屬中，骨骼是由一种或几种骨針所組成。

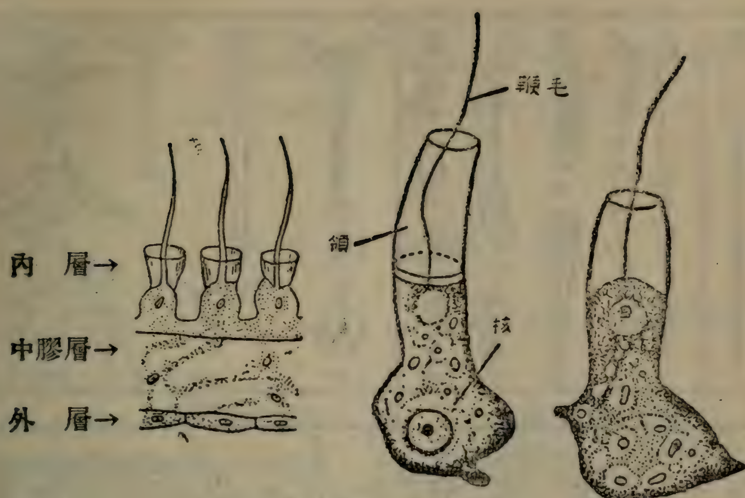


圖 3—4. 鞭毛領細胞

海綿骨針的基本类型可区别如下:

（１）**單軸型**　骨針由一軸構成，杆狀或針狀，分單射即一軸單尖，或二射即一軸双尖；直的或弯的均有（圖3—5.1—15）。

（２）**三軸型**　骨針沿三个軸延伸，三軸通过共同中心，且互成直角相交，因而骨針是六射的（圖3—5.28—33）。

（３）**四軸型**　骨針自一共同中心沿四个軸延伸，形成四射（圖3—5.16—23）。四針或大小長短相等，或一針長，三針短；有的变为三射骨針（圖3—5.24—27）。

此外尙有多射的或由小刺、節瘤或根狀突出物复盖着的骨針，或末端分叉的骨針（圖3—5.34—44）。骨針成分大致有矽質与灰質兩类。**矽質骨針**：分为大骨針及小骨針兩种，大者为構成体內骨骼的主要部分，常互相連結膠合而成骨架；小者多分散于中膠層內，不易保存为化石。**矽質骨針**包括單軸、三軸、四軸等型，未見有三射型。**灰質骨針**常較矽質者为小，包括單軸、三射及四軸。具有骨架的海綿体的外形能夠保存为完整化石。分散的骨針也有化石代表。

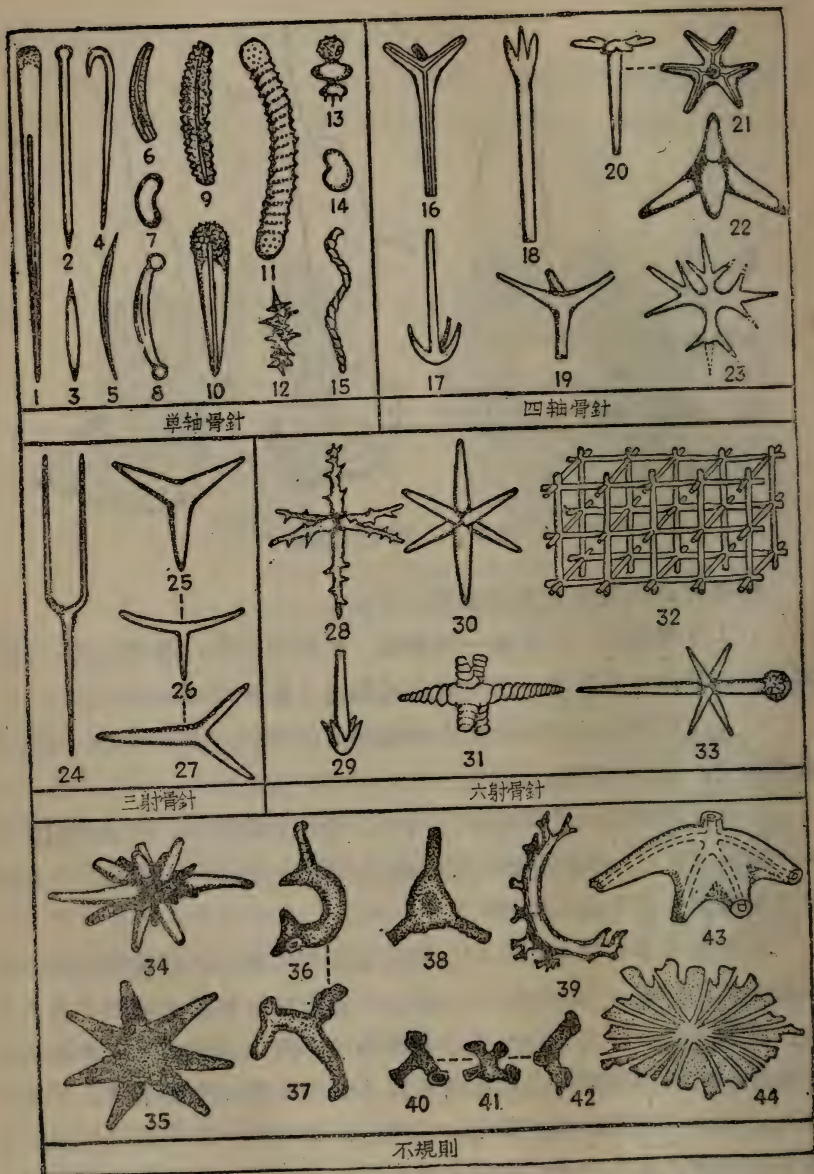


圖 3—5. 海綿骨針类型（据 Twenhofel 及 Shrock）

根据骨骼的性質（以形狀为主）和成分，海綿可分为四綱：灰質海綿綱（Calcarea），六射海綿綱（Hexactinellida），普通海綿綱（Demospongia）和古杯海綿綱（Archaeocyathida 或 Pleospongia）。

灰質海綿綱

骨骼屬灰質，而以方解石为主，少数为文石組成。骨針是單軸、三軸、四軸、三射等等。

骨針零散或由石灰質粘結成骨架。現代灰質海綿完全生活在海中，且几乎全部限于淺海，分布广泛。化石不多，个别代表自寒武紀即开始出現。

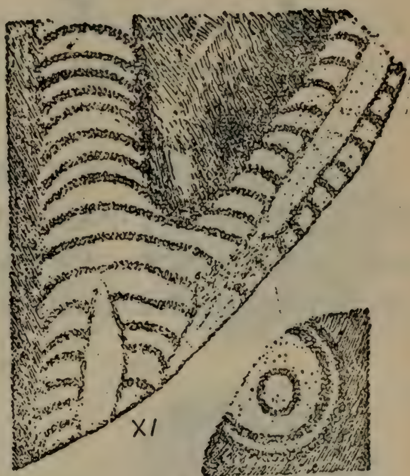


圖 3—6. *Amblysiphonella asiatica* Yü

Amblysiphonella steinmannu（鈍管海綿）單体或群体，呈圓柱形，为許多重叠的倒置的杯狀环節所組成。每節具較厚的壁，体壁有无数小水孔，体內有中管穿过，管內有横板，經鈣化后骨針形狀不詳（圖3—6）。石炭紀—二叠紀。

六射海綿綱

六射海綿或称矽質海綿，具有三軸六射的骨針。骨針成分为二氧化矽和少量的有机質。骨骼或为分散的骨針或由骨針組成骨架。外形有圓柱狀、瓶狀、漏斗狀等。矽質海綿开始出現于寒武紀，繁盛于欧

洲白堊紀——是白堊系燧石結核的原料，而在現代海洋中仍產很多。

分散的骨針如我國上寒武紀的 *Protospongia* Salter（原海綿）（圖3—7）。上泥盆紀的 *Hydnoceras* Conrad（古花藍海綿）往往保存为骨架的印痕，八面錐形（圖3—8）。

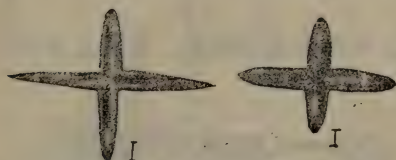


圖 3—7. *Protospongia*



圖 3—8. *Hydnoceras bathensis* Hall et Clarke 上泥盆紀，美國紐約州

Ventriculites Mantell（胃海綿）具有高杯狀以至圓筒狀的体形，其上部边緣外卷，中央空大且深，內外壁均褶皺，因而分成許多縱溝，橫切面則成波狀。內外壁間有排列成行的小孔，各通于短的直溝。整个骨骼为六射骨針所組成。上白堊紀（圖3—9）。

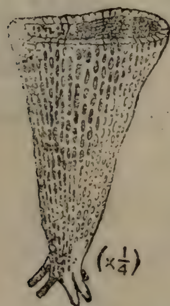


圖 3—9. *Ventriculites striatus* Smith

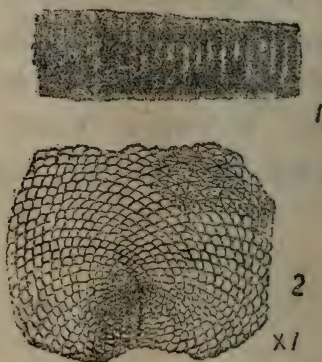


圖 3—10. *Receptaculites oweni* Hall下、中奥陶紀及 *R. occidentalis* Salter 1—横切，示骨針；2—頂面（下奥陶紀，美國）

Receptaculites Defrance（盤海綿）小碟狀、碗狀的海綿体，具有中央腔，表面（有时也在内面）为斜列的菱形小板所組成。这些板是由垂直于体壁的一軸兩射針的末端擴大而成，由此軸分出的其余四針位于同一平面上，靠近体壁，或直角相交。但盤海綿的系統位置尙有問題。見于奥陶紀、志留紀及泥盆紀（圖 3—10）。

普通海綿綱

本綱包括各种外形的海綿；其骨骼多为矽質四軸骨針或單軸骨針組成（絕对沒有三軸骨針），或有骨針与海綿絲或僅有海綿絲，甚或沒有骨骼。普通海綿自寒武紀开始出現，而現代海洋尙有不少代表，可分下列数目：

四射海綿目（Tetractinellida）

四射的以及不規則矽質骨針，分散的或以海綿絲或二氧化矽連結成一定骨架。例如志留紀的 *Astylospongia* praemorsa（Roemer）（圖 3—11）。

單軸海綿目（Monaxonida）

矽質單軸或海綿絲骨骼，大部分居于淺海，也發見于淡水中。寒武紀至現代。

角質海綿目（Keratosa）

骨骼全屬海綿絲，大部生于淺海，尙难确定是否有化石。



圖 3—11. *Astylospongia* praemorsa（Roemer）

古杯海綿綱

古杯海綿是寒武紀初期广布的灰質杯狀海綿，絕滅于奥陶紀。从前关于古杯类的生物分类位置有許多不同的說法——灰質藻、有孔虫、灰質海綿、矽質海綿、珊瑚。丁道衡于1937年研究古杯类，發見它与海綿近似的構造，且确有四射骨針，因此肯定它屬于海綿。最近苏联科学院沃罗格金則將古杯类列为另一特殊門类。

典型的古杯海綿具有單壁或双壁的灰質杯狀構造(圖3—12)，中央腔寬狹及深淺各有不同。最簡單的是穿孔的單壁(*Monocyathus*)，較高級的具有双壁(內壁及外壁)，兩壁之間有輻射隔壁，隔壁之間或有橫柱，或有不規則泡沫，少数或具有橫板。

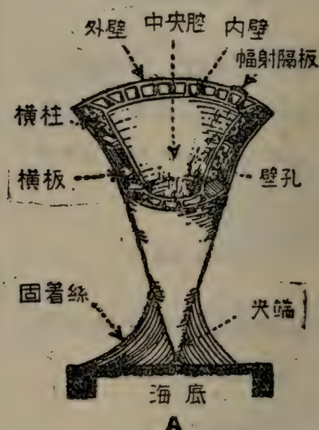


圖 3—12. 古杯类構造示意圖

內外壁都穿有小孔，外壁孔較細，內壁孔較粗。內外壁間的各种構造大都同样地穿孔。

Cambrocyathus Okulitch (寒武古杯)(圖3—13)这是揚子三

峽地区的下寒武紀标准化石，也見于澳洲及北美的下寒武紀。

Archaeoscyphia Hinde与寒武古杯海綿相似，但缺內壁，見于我國北方奧陶系中（圖3—14）。

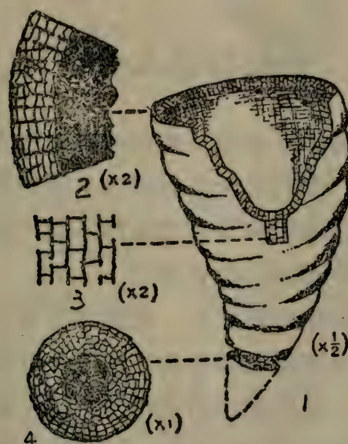


圖 3—13. *Cambrocyathus profundus* （Billings）
1—外形；2—上部横切面一部放大；3—縱切面一部放大；4—近初生部横切面放大



圖 3—14. *Archaeoscyphia chihliense* Grabau
横切×1，河北开平下奧陶紀

第四章　腔腸动物門 (Coelenterata)

一般特点及分类

在細胞有了明确分工，具有一定組織器官的多細胞动物中，腔腸动物是最低等的一类，有的是营自由漂游生活的單体，有的則为固着生活的群体。軟体有水螅型和水母型兩种不同的形态，它們的共同特点是体壁为双胚層，体形多系輻射对称。

水螅型个体外形如瓶或圓筒狀，底部封閉用以固着，頂部中央开口；口的周圍生一圈或多圈捕着食物的触手；触手捕到食物，即由口送入体壁圍成的腔腸；腔腸進行消化作用，消化剩余的排泄物仍由口排出；因此水螅的口既是食物的入口，又是排泄孔。水母型为自由游泳的个体，外形如傘，环繞边緣生許多触手，口位于身体凹面中央（圖4—1）。

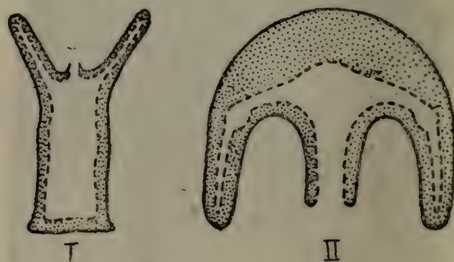


圖 4—1. 水螅型个体 I 与水母型个体 II 比較

腔腸动物的体壁由內胚層和外胚層組成，二者之間夾有膠質的中膠層，中膠層的厚薄不一。外胚層構成身体的外壁，內胚層圍成腔腸壁及触手的內壁，外胚層和內胚層主要由肌肉細胞組成，此外还有感覚細胞、神經細胞、分泌消化液及粘液的腺細胞。有的腔腸动物

还具有帮助捕食和禦敌的刺細胞，大多位于外胚層內。內胚層細胞在圍成腔腸壁的一端生鞭毛，但是沒有襟狀突起，这是与海綿內胚層細胞的顯著区别（圖4—2）。

腔腸动物的生殖方式分有性生殖和无性生殖，由无性生殖而形成群体。群体的 *Obelia* 通常是无性生殖的結果，且具有兩种不同的个体（营养体及生殖胞），生殖胞產生自由游泳的單体水母；有性生殖的結果產生群体固着的水螅。很多腔腸动物兼有水螅型和水母型，而且規律地互相更替出現，这是兩种生殖方式世代交替的結果。

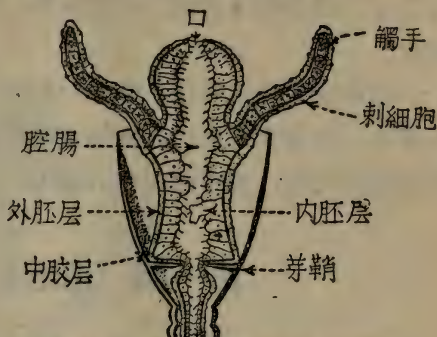


圖 4—2. *Obelia*（藪枝虫）的水螅型个体

腔腸动物的外胚層有分泌外骨骼的功能，大多数固着生長的代表都有外骨骼。外骨骼由灰質或角質構成，常常是形成軟体的底座或圍鞘。也有些腔腸动物骨骼不位于体外，而在中膠層內散布許多骨針，骨針堆積而成連續的骨軸。水母型个体都不具外骨骼。

腔腸动物絕大多数为海生，在淡水中所發現者僅为少数代表。最早的化石出現于下寒武紀；各地質时代的化石，根据其產狀及与其他化石組合的情况，也都是海生种类的代表。

根据种族系統發育史、軟体及生活史的特点，骨骼的性質及構造特征，可將腔腸动物門划分下列四綱：

第一綱　水螅綱（Hydrozoa）：海產或淡水產的腔腸动物，水螅型与水母型世代交替，有些种类僅一个世代顯著，外骨骼以角質为主，灰質者較少。寒武紀——現代。化石較少。

第二綱　眞水母綱（Scyphozoa）：海產腔腸动物，水螅世代交替沒有或極不顯著；以單体生活为主；沒有外骨骼；化石多为軟体印痕，虽在下寒武紀地層中已有發現，但極稀少。寒武紀——現代。

第三綱　珊瑚虫綱（Anthozoa）：海產腔腸动物，只有水螅世代，沒有水母世代。軟体結構比較复雜，外骨骼構造复雜，变化多，以灰質为主，極少数为角質。化石極多，为本門最主要的一綱。奥陶紀—現代。

第四綱　櫛水母綱（Ctenophora）：櫛水母全部为海產，只有水母世代，沒有水螅世代，軟体結構最复雜，沒有外骨骼，全部营單体自由漂浮生活，至今尙无化石發現。

第一綱　水螅綱（Hydrozoa）

一般特点及硬体構造　水螅綱为微小的腔腸动物，以群体生活为主，具有水螅型及水母型兩种个体，个体的直徑一般不超过 2—3 毫米。

軟体的構造簡單，水螅型个体的口直接通入腔腸，，內胚層与口緣相接，腔腸为簡單的空腔，內部沒有分隔。水母型个体的凹面近边緣生有緣膜。

群体常由兩种以上的形狀和功用不同的个体構成。典型的水螅体为捕食和供給营养的水螅，此外还有專司防禦或生殖的个体共生在同一群体上，这种現象称为双态或多态性，同一群体上分散的个体常以共体相連。个体的外胚層分泌外骨骼，以角質为主，少数为灰質，共体的底部則分泌共骨，是連接各个体的骨骼。

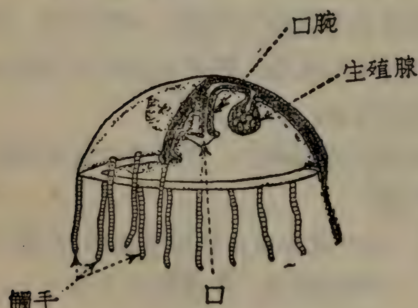


圖 4—3. *Obelia*（薮枝虫）的水母型个体

很多水螅綱的代表以世代交替的方式繁殖后代：有性世代的水母型以有性生殖方式產生无性世代的水螅型个体，水螅型个体以无

性的出芽生殖方式發育成群体，且于一定时期出芽生成小水母，發育成水母型个体。兩个世代互相更替。

具有角質外骨骼的水螅可以*Obelia*（藪枝虫）（圖 4—4）为代表。

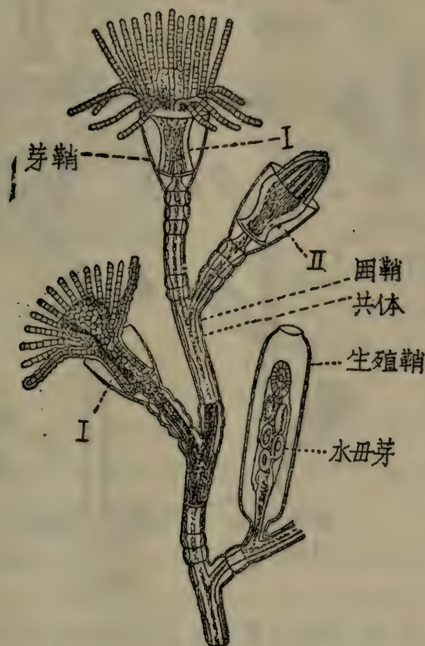


圖 4—4．*Obelia*（藪枝虫）的群体及外骨骼
I—触手伸張的水螅体；　II—触手收縮的水螅体

Obelia（藪枝虫）的群体成小樹狀，高僅数厘米，往往由数百或数千个个体構成；水螅体的構造如圖4—2，底部生出細莖，用以与其他个体相連。于一定时期生子莖及水母芽，由水母芽生出小水母，脫离母体，發育成自由漂浮的水母型个体，水母体成長后行有性生殖，產生的幼虫固着海底，又以出芽方式發育成群体。外胚層分泌的角質外骨骼包圍着群体的各部分，水螅体的外骨骼成盃狀称为芽鞘。子莖及水母芽的外骨骼成瓶狀称生殖鞘，包圍着莖的外骨骼則称圍鞘。

*Obelia*世代交替的生活如圖4—5所示。



圖 4—5. *Obelia*（藪枝虫）世代交替的生活史

具塊狀灰質外骨骼的水螅可以*Millepora*（千孔虫）为代表。

Millepora（千孔虫）为現代海洋中重要的造礁生物，因其巨大的群体所分泌的外骨骼成大規模的灰質礁。千孔虫具有大小兩种水螅体，均呈管狀，由被复狀共体相連。大的为司营养的营养螅，小的为司保护作用的指形螅。共体底部和个体的外壁所分泌的外骨骼成不規則的塊狀，由排列成不規則網狀的灰質小柱組成，里面有大小兩种空管，大的复管为营养螅棲息之所，中有横板，將管隔成多段，小的指管为指形螅棲息之所，外骨骼中，除复管与指管之外，又为許多極不規則的小管所穿通，代表分枝的共体所留下的共体溝（圖4—6,7）。



圖 4—6. *Millepora nodosa* E sp.
（千孔虫）的群体



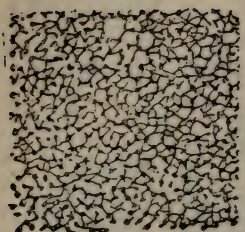
圖 4—7. *Millepora*（千孔虫）
的骨骼構造
1—复体外形；2—橫切面；3—縱切面

層孔虫目（Stromatoporoidea）已經滅絕的古生代和中生代动物層孔虫类，其灰質骨骼的構造与千孔虫以及水螅綱某些其他代表很相似，因此，多数古生物学家將之列入水螅綱。

層孔虫类的灰質外骨骼外形变化極大，有球形、半球形、樹枝狀、被复狀及塊狀等，有时極不規則，均可达相当大的体積。外骨骼由作同心層狀排列的灰質層和許多垂直灰質層的灰質柱組成。灰質層彼此分开，每兩層之間有相当的距离。灰質柱有时很短僅連接相鄰的兩層灰質層，有时則較長，連續穿通許多灰質層。灰質層的上部表面常有凹陷的淺溝，作星射狀排列，称为星狀溝，成因可能与千孔虫的共体溝相同。整个外骨骼的基部常由一片緻密的灰質外皮包裹，表面常生同心皺。

層孔虫全部为海生，为古地質时代的造礁动物；最早的化石出現于寒武系，在奥陶、志留、泥盆等系中最为丰富，石炭紀以后的代表少，至白堊紀末期全部滅絕。

Actinostroma Nicholson（星狀層孔虫）灰質柱長，穿过多数灰



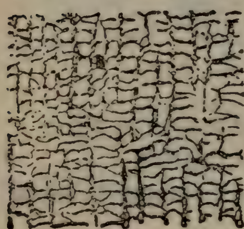


圖 4—8. *Actinostroma intertextum* Nich
1—垂直于灰質的切面(弦切面); 2—平行灰質柱的切面(縱切面); 志留紀, 英國

質層，灰質層由作網狀排列的灰質纖維組成，灰質柱分布不均匀，灰質層的排列也不夠整齐，縱切面呈不很規則的網狀。灰質層表面具瘤粒，为灰質柱的柱头突出層面所形成（圖4—8）。志留紀——泥盆紀。

Stromatopora Goldfuss（層孔虫）复体塊狀、半球形或不規則，灰質層及灰質柱均密而多，組成極細的網格；灰質層不平，常作波狀起伏；表面具瘤粒及星狀溝。具有与灰質柱平行分布的空管，是水螅体棲息的所在，由于管的大小一致，可以推測 *Stromatopora* 僅具一种形态的水螅体，可能沒有双态性（圖4—9）。志留紀——泥盆紀。

Clathrodictyon Nicholson et Murie（方格層孔虫）复体形狀大小不定；灰質柱短，僅限于二灰質層之間；灰質層表面常具星狀溝（圖4—10）。志留紀——泥盆紀。

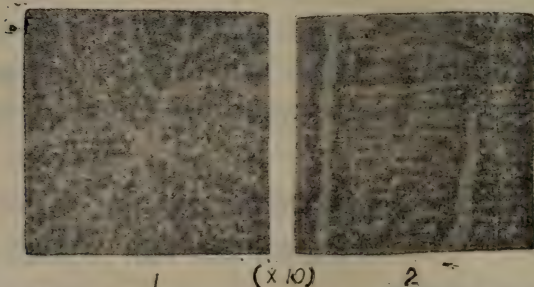


圖 4—9. *Stromatopora antigua* Nicholson et Murie
1—弦切面; 2—縱切面; 泥盆紀, 北美

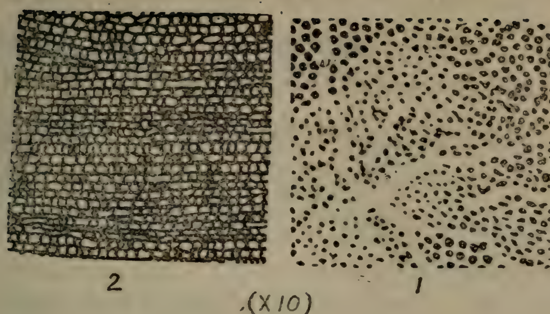


圖 4—10. 2—*Clathrodictyon vesiculosum* Nicholson et Murie（縱切面），中志留紀，加拿大 1—*Clathrodictyon straatellum* d'Orbigny（弦切面），中志留紀，美國

第二綱　眞水母綱（Scyphozoa）

眞水母綱是以水母型个体为主的海生腔腸动物，水螅世代極其短暫而不顯著。身体構造比水螅綱的水母型个体复雜。呈明顯的四輻射对

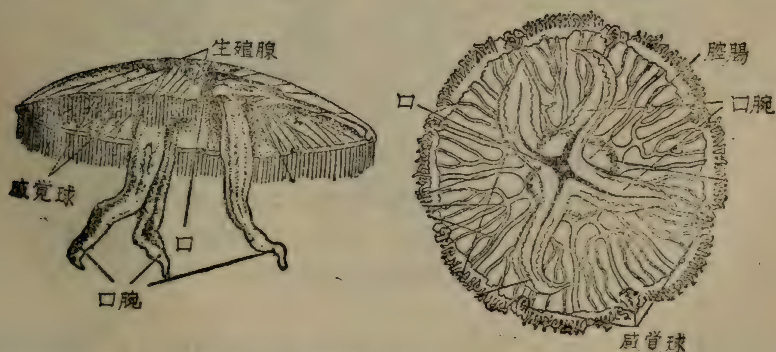


圖 4—11. 眞水母綱的水月水母（*Aurelia aurita*）現代
1—側面；2—底面（口面）

称，腔腸的周圍部分被四片輻射隔膜分成四个大小、形狀相等的胃囊以及中央的胃腔，水母体的边緣分裂成許多叶，以叶上生出触手，但是不具緣膜，口緣常生叶狀的口腕，用來捕捉食物（圖4—11）。

眞水母一般形体較大，最大者直徑达2米，触手長达40米。眞水母沒有硬体，軟体含水份可达96.5%，但因其有机部分由比較堅韌的膠狀物質組成，在有利的条件下，可在岩層中留下印痕，或者是泥沙填充到腔腸里面形成內核。

最早的类似眞水母的化石發現于美國科罗拉多大峽谷的前寒武系砂岩。此外，如苏联、瑞典、捷克斯洛伐克的中寒武系，加拿大和美國的上寒武系，德國的二叠系和侏罗系中都曾找到类似眞水母的印

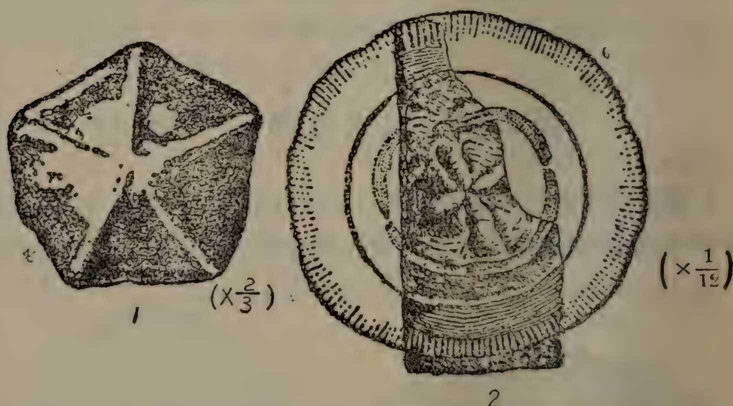


圖 4—12. 1—*Medusites lindstromi* Nathorst. 寒武紀，爱沙尼亞，× $^2/_3$，可能是水母腔腸的內核，2—B. *Rhizostomsites admirandus* Haeckel 上侏罗紀，德國，巴伐利亞，× $^1/_{12}$ 为水母軟体的印痕

痕或內核（圖4—12），但化石水母常为輻射对称但也有五輻射对称者。

第三綱　珊瑚虫綱（Antho oa）

軟体構造　珊瑚虫是僅有水螅世代的海棲腔腸动物，身体呈兩側对称，構造比水螅綱的水螅型个体复雜得多（圖 4—14）。短而粗的筒狀或瓶狀个体，頂端的中央为口；口狹長或者呈橢圓形，口的周圍生一圈或数圈中空的觸手；由口要經过咽道才能進入腔腸；順咽道生有一条或多条纖毛溝，靠着纖毛擺动將含有食物的水流導入腔腸。腔腸被輻射排列的隔膜，分成許多間室，隔膜由体壁的內胚層向腔腸中央延伸而成，其外緣与体壁相連。內緣的上部固着于咽道周圍，下部游离。身体底部的体壁產生与隔膜間室相应的輻射褶皺（圖4—13）。珊瑚虫的每一片隔膜上都生有由肌肉加厚形成的肌旗，肌旗的排列与口的形狀明顯地表現出身体的兩側对称（圖4—15）。

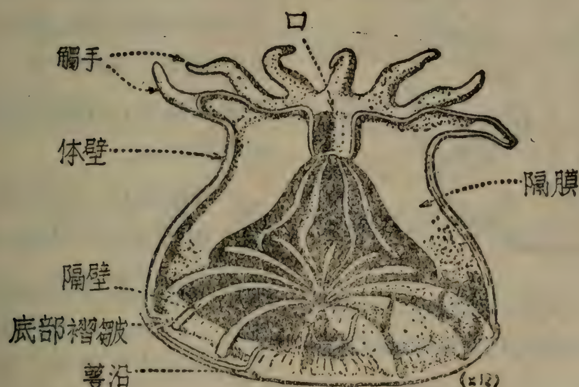


圖 4—13. 珊瑚虫的軟体構造及軟体与骨骼的关系

（六射珊瑚）

珊瑚虫多数雌雄同体，即精細胞和卵細胞產生于同一个体。卵細胞受精之后，生成游泳的幼虫离开母体；幼虫漸漸成長，便固定下

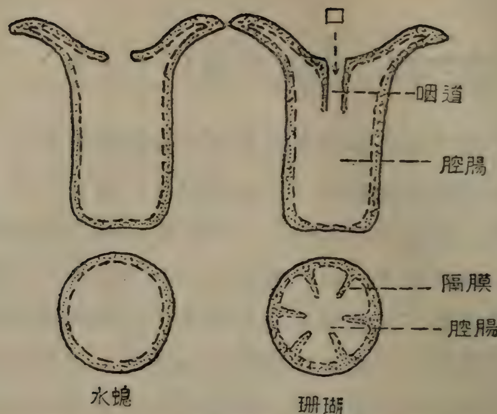


圖 4—14. 珊瑚虫与水螅的軟体構造比較

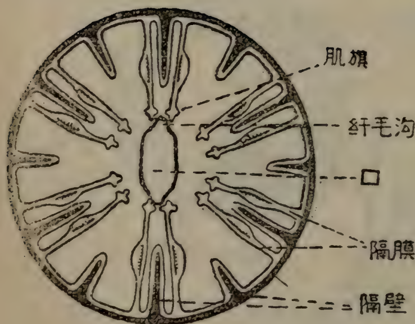


圖 4—15. 珊瑚虫兩側对称的体制
（六射珊瑚近口部的横切面）

來，成为一个新个体，这是有性生殖；由个体發展为群体时，采用无性生殖方法，即由母体生芽或分裂產生新的个体。新个体幷不脫离母体，不断出芽和分裂便形成了群体。

骨骼特点 除海葵以外，其他的珊瑚虫都由外胚層分泌骨骼，成分以碳酸鈣为主，少数为角質。絕大多数骨骼位于体外，或为軟体的灰質座（圖4—13）。少数成为分散的灰質骨針或者灰質或角質骨軸；灰質骨骼由骨針積聚而成，位于中膠層內。

單体珊瑚的骨骼称珊瑚体。群体珊瑚分泌的骨骼，由多数單体聚積起來，則称为复珊瑚体，其中每个个体称珊瑚單体。群体珊瑚大量發育，其骨骼在淺海中形成大規模的珊瑚礁。

生态及分类 現代珊瑚虫不論單体或群体都是海產，营底棲固着的生活；絕大多数生長于深度不超过 180 米的温暖淺海，僅少数生長于水温較低和深度較大的海洋。

造礁珊瑚主要分布于深度不超过 100 米的海底，在30米深度以內，水温20°C左右的地帶發育最盛；水温低于18°C 时，一般都不易生存。因此現代珊瑚礁，絕大部分都分布于南北緯 28° 之間的热帶及亞热帶淺海。根据化石的產狀，古代珊瑚虫总是与其他典型淺海生物伴生，保存于典型的淺海沉積岩里面，由此可知其生活習性与現代珊瑚虫相似。

根据触手和隔膜的数目与排列、骨骼的構造及类型，可將珊瑚虫綱分类如下：

第一亞綱　多射珊瑚（Zoantharia）奥陶紀——現代。

第一目　四射珊瑚（Tetracoralla或Rugosa）奥陶紀——二叠紀

第二目　六射珊瑚（Hexacoralla）三叠紀——現代。

第二亞綱八射珊瑚（Octocoralla 或 Alcyonaria）三叠紀——現代。

第三亞綱板狀珊瑚（Tabulata）奥陶紀一白垩紀.

第一亞綱　多射珊瑚（Zoantharia）

一般特点及骨骼構造 多射珊瑚有單体，也有群体；具有很多触手和隔膜，数目总是二的倍数（六射珊瑚的触手和隔膜的数目不僅是二的倍数且为六的倍数），触手簡單无羽狀分枝。少数（如海葵）沒有硬体，大多数由外胚層分泌灰質骨骼；有些群体多射珊瑚由外胚層分泌角質，形成包裹在軟体里面的中軸。但保存成为化石的都是灰質骨骼。

多射珊瑚的灰質骨骼是一个灰質座，为珊瑚虫棲息之所，分泌骨骼的主要部分是珊瑚虫体壁底部和底部边緣的外胚層。

有性生殖的結果，產生浮游的幼虫，幼虫固定下來之后，底部体壁开始分泌骨骼。最初成为一个灰質小盤，托住身体底部。随着身体長大，不断向上移动，体壁底部边緣連續分泌了外壁；在外壁的外面，軟体常有下垂部分，随着身体上移骨骼增高，这些下垂部分分泌具有环狀皺紋的薄層，形成表壁（圖 4—16）；外壁和表壁圍着珊瑚体中央的空腔。在空腔里面，由于体壁底部褶皺，与分泌外壁的同时，褶皺的上凸部分便分泌直立向上的隔壁來支持它們；因此隔壁的排列和数目完全与軟体底部褶皺符合（圖 4—13）。底部褶皺間平坦的部分分泌橫板，橫板一般为平行排列的平板；有时由于軟体底部不平，橫板中央常有凸起或凹陷現象。完全橫板的边緣达于珊瑚体的周部与外壁相切或与分布在周部的鱗板相接。不完全橫板的边緣常达不到边部，彼此互相叠复。鱗板为軟体底部边緣局部上移的部分所分泌，限于珊瑚体的周部，介于隔壁之間，是些弯曲的小板，作复瓦狀排列



圖 4—16．珊瑚虫軟体与骨骼的关系

1—剛剛固着的幼虫开始分泌圓形底盤；2—随着軟体成長周部上移形成杯狀珊瑚体；3—軟体長大逐步上移形成橫板；4—脊板与隔壁的关系

（圖4—16）。四射珊瑚的骨骼中常有类似鳞板的小板，不規則地發育，切断隔壁，阻碍后者的生長，称为**泡沫板**。泡沫板發育極盛时，充滿珊瑚体，因而隔壁、横板等都不發育。有时垂直于隔壁兩旁的是短而弯的小隔板，这些隔板在珊瑚体的横切面上穿插在隔壁上，称为**脊板**（圖 4—16）。多射珊瑚骨骼的这些內部構造，大多沒有完全充滿整个珊瑚体中央的空腔，珊瑚体頂端开口处一般都有杯狀、漏斗狀或其他形狀的凹陷，称为蕚部，是珊瑚虫棲居的地方。

珊瑚体的外形及复体形成 有的多射珊瑚自幼虫固定后，一直單独發展成为單体。單体的骨骼呈圓錐狀、角錐狀、柱狀、盤狀、方錐狀或半錐狀等外形（圖 4—17）。



圖 4—17. 多射珊瑚單体的各种类型

1—圓盤狀；2—荷葉狀；3—陀螺狀；4—鞋头狀；5—錐狀；6—方錐狀；7—角錐狀；8—弯柱狀；9—闊角錐狀；10—曲柱狀；11—長陀螺狀，帶根；12—拖鞋狀，具盖；13—扁錐狀（据Hill 1935）

有的多射珊瑚，到幼虫長成后以无性生殖發育成群体。无性生殖有出芽及分裂兩种方式，有的珊瑚虫在其頂部触手圈之內出芽，称为

蕚內出芽。蕚內的芽出得很多时，新生的个体的骨骼緊密的挤在一起，成为塊狀复体。有的珊瑚虫僅在触手圈的中央出一个芽，發育成熟后，占据母体的整个蕚部，經多次这样的出芽之后，其复体好象几个小杯層層叠纍。这样出芽的結果，新个体生出之后，母体便漸漸衰

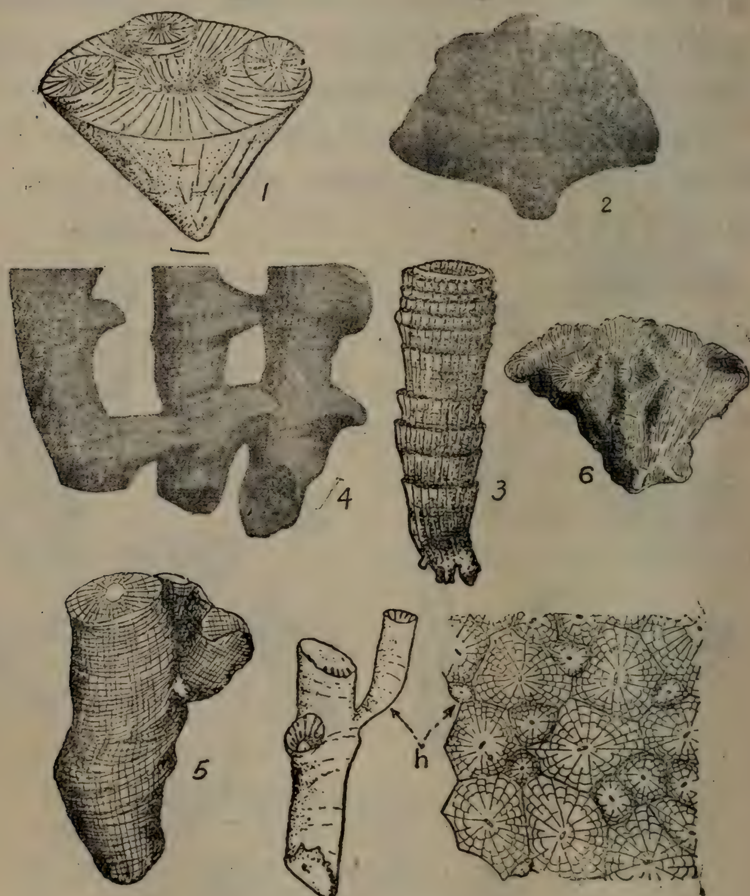


圖 4—18. 多射珊瑚复体的形成

1—蕚內出芽；2—蕚內出芽形成塊狀复体；3—蕚內出芽形成的再生現象；4—蕚外側方出芽形成的叢狀复体；5—蕚外側方出芽形成的塊狀复体；6—分裂不完全的复体（縱列式复体）

亡，因此称为珊瑚虫的再生現象。另一些珊瑚虫用蕚外出芽的方式繁殖，也就是在母体体壁的側方出芽。如果新个体僅以基部与母体連接则形成叢狀群体，所分泌的骨骼成为叢狀复体；叢狀复体又有樹枝狀与藪枝狀之分。如果新生的个体除基部之外，并順体壁与母体緊密連接，則形成塊狀群体，其骨骼也为塊狀复体；塊狀复体又分多角狀、互通狀、互嵌狀等类型（圖4—18）（圖4—19）。行分裂生殖时，珊瑚虫身体靠頂端横向拉長，然后相对兩側的体壁向一起收縮，把一个个体从中央縱向地分裂为二；用这种方式同样可以形成叢狀或塊狀群

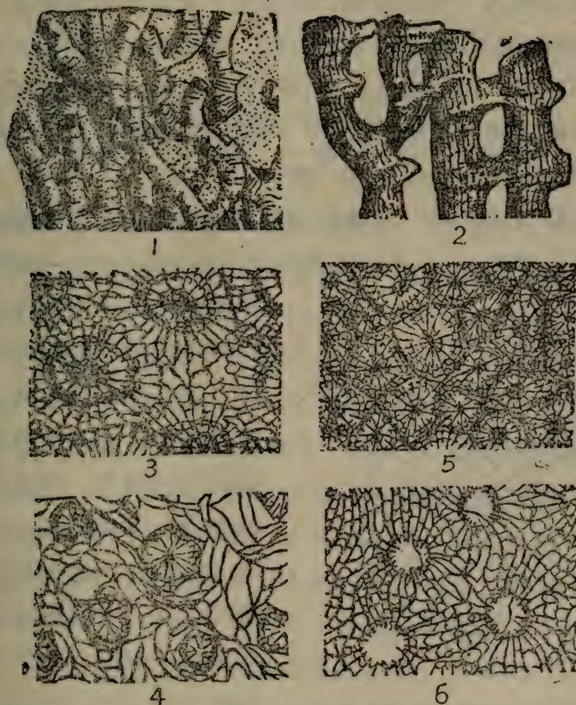


圖 4—19．多射珊瑚复体的各种类型

1—分支狀复体（*Lithostrotion irregulare phill*）；2—藪枝狀复体 *Eridophyllum seriale*（E.et H.）；3,4,5,6 塊狀复体；3—多角形—互通形过渡式；4—互嵌形复体；5—多角形复体；6—互通形复体

体，相应地分泌叢狀或塊狀的复体骨骼；但分裂常不完全，因而形成縱列式的复体骨骼（圖 4—18）。

隔壁是多射珊瑚骨骼構造中最主要的部分，它們發生的方式和順序对珊瑚体的对称形式有着决定性影响，因此也是分类主要根据。根据隔壁發生与排列的不同以及其他骨骼構造上的差異，可將本亞綱划分为四射珊瑚及六射珊瑚等兩目。

第一目　四射珊瑚（Order Tetracoralla）

骨骼構造特点　四射珊瑚已經滅絕，其生存时間限于古生代，骨骼構造呈兩側对称，有單体也有复体。珊瑚体一般均由外壁圍成，表壁發育或不發育；內部構造縱向排列者为隔壁，可称縱列構造；橫向排列者有橫板、鱗板及泡沫板等，可称橫列構造，其中鱗板与泡沫板不可能在同一个体中同时存在（圖 4—24）。

隔壁的發生及排列　四射珊瑚在其橫切面上常常明顯地表現出骨骼構造的兩側对称，这种对称形式决定于原生隔壁与一級隔壁的排列。

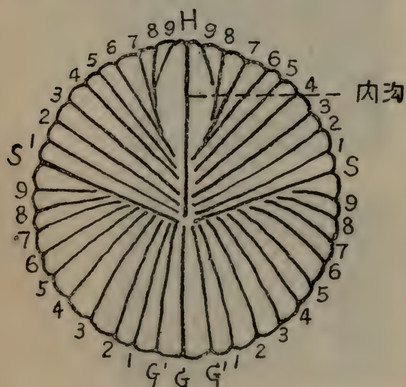


圖 4—20. 四射珊瑚隔壁的排列及生長順序

H—主隔壁；G—对隔壁；S—側隔壁；G′—对側隔壁；1-9 是一級隔壁

四射珊瑚的六个原生隔壁中，主隔壁与对隔壁相对地位于对称面上，兩个側隔壁，对称地位于主隔壁兩側，即兩个对側隔壁緊靠着对隔壁排列。这六个原生隔壁把珊瑚体分成四部，主隔壁与兩个側隔壁之間为兩个主部，对隔壁兩側，对側隔壁与側隔壁之間为兩个对部。兩个主部的一級隔壁大致平行于側隔壁而与主隔壁相交；兩个对部的一級隔壁約平行于对隔壁而与側隔壁相交（圖 4—20）。四射珊瑚隔壁外緣

与外壁相交，在外壁表面形成縱向排列的細溝，可称隔壁溝。隔壁的这种兩側对称式的排列，在某些珊瑚体的外壁上，可由隔壁溝反映出來（圖 4—21）。

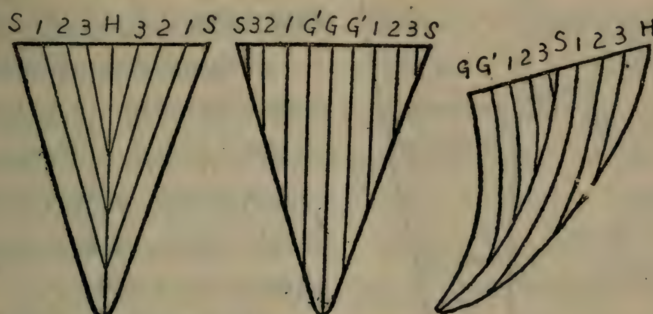


圖 4—21．四射珊瑚隔壁溝的排列
H—主隔壁；G—对隔壁；S—側隔壁；1-3是一級隔壁

四射珊瑚的六个原生隔壁是順序發生的，以 *Zaphrentoides*（內溝珊瑚）为例，可从它的幼年到成年部分，逐段制作切片仔細观察。最幼小的珊瑚体內，只有一个占据整个对称面的隔壁。这是同时連在一起發生的主隔壁和对隔壁。随着珊瑚体的成長，不久就在它們的兩側發生一对側隔壁，繼側隔壁之后生出兩个对側隔壁。珊瑚体繼續成長，便在兩个主部和兩个对部內發生了一級隔壁；这时主隔壁与对隔壁已逐漸从中間分开，成为相对的兩部分。一級隔壁也是順序發生的；在兩个主部內，隔壁的生長点靠近主隔壁，而在珊瑚体增長的过程中生長点与主隔壁之間的圓周部分擴大較快，因此当一級隔壁（1）在靠近主隔壁的生長点上發生之后，由于珊瑚体圓周擴大各部分不均的原故，（1）与主隔壁之間的距离很快地拉長，留下較大的空間，一級隔壁（2）便在（1）与主隔壁間靠近后者的生長点上長出，同样的情况（2）与主隔壁間的距离也会很快的增長，于是在（2）与主隔壁間發生了一級隔壁（3）。所以在成長的珊瑚体上則表現为愈靠近側隔壁的一級隔壁發生愈早，在兩个对部內隔壁的生長点靠近对側

隔壁，同时在珊瑚体增長的过程中对側隔壁附近的圓周部分也擴大較快，因此在成長的珊瑚体上就表現为愈靠近对側隔壁的一級隔壁發生愈早（圖 4—22）。原生隔壁和一級隔壁順序發生的方式称为序生。

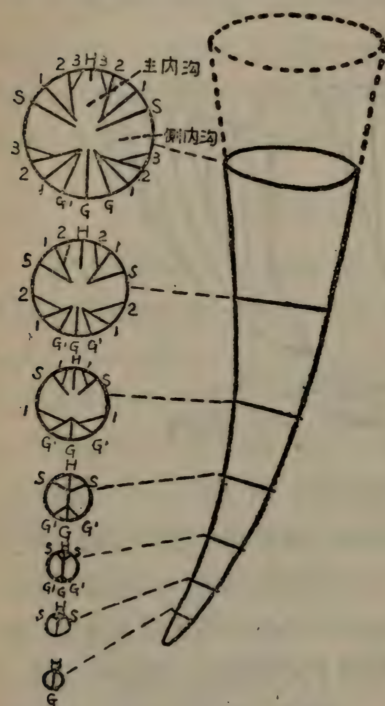


圖 4—22. 四射珊瑚原生隔壁及一級隔壁序生示意圖

H—主隔壁; G—对隔壁; S—側隔壁; G'—对側隔壁; 1-3为一級隔壁

珊瑚体成長到一定階段后，一級隔壁不再增加，这时很多珊瑚都在每兩个原生或一級隔壁之間發生一个次級隔壁，所有的次級隔壁差不多同时發生，也就是以輪生的方式發生（圖 4—20）。

上述情況說明，随着珊瑚体的成長隔壁不断加多，这乃是随着珊瑚虫的軟体成長其底部褶皺日趋复雜化的結果。

一級隔壁向一定方向順序發生的結果，引起了內溝的發生，緊靠主隔壁的一級隔壁發生最晚，使主隔壁兩側常有較大的空間，大量軟体垂入，妨碍主隔壁的發育而使之逐漸变窄，形成明顯的主內溝。兩个对部里面，緊靠側隔壁的一級隔壁最后發生，同样使得側隔壁的一边常有較大的空間，軟体垂入，影响側隔壁的發展，形成側內溝。但側內溝一般都不如主內溝顯著。对隔壁的附近很少產生內溝，即使產生也是極不顯著。不論主內溝或側內溝，在珊瑚体的蕚部都表現为凹陷的小溝，在横切面上表現为主隔壁或側隔壁附近較大的空間（圖 4—22）。有許多四射珊瑚不產生內溝，可能是由于原生隔壁兩側一級隔壁出現較快的原故。

根据苏联古生物学家恩·恩·雅可甫列夫（H. H. Яковлев）的研究，四射珊瑚幼年时期躺卧在海底上生活，成年趋向直立，是導致其隔壁排列兩側对称的基本原因。由于先躺卧生長以后逐漸轉向直立的原故，四射珊瑚的珊瑚体絕大多数是弯的，一般都是主隔壁生于凸的一方，对隔壁生于凹的一方，側隔壁則采取与珊瑚体一致的弯曲而生長。凹方的外壁与蕚緣垂直，对隔壁很自然地垂直蕚緣而生長，象現代的珊瑚一样。四射珊瑚的一級隔壁有垂直蕚緣生長的趋势，在兩个对部它們很自然地适应这种趋势而生長，因而產生了与对隔壁平行与側隔壁相交的排列。兩个主部的一級隔壁，由于先生成的側隔壁的阻擋，不可能垂直蕚緣生長，因而采取了平行側隔壁生長的方式，这样就必然要和主隔壁相交（圖4—23）（圖4—20）。

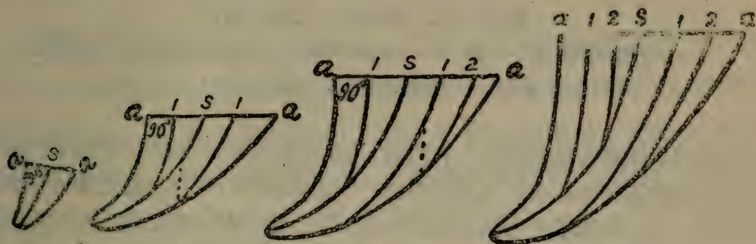


圖 4—23. 四射珊瑚隔壁生長示意圖（側視）

a—a—蕚緣；s—側隔壁；1-2—一級隔壁

自幼年以至成年始終保持兩側对称的弯曲的單体珊瑚，是四射珊瑚中原始的类型。很多四射珊瑚幼年期骨骼呈明顯的兩側对称，随着珊瑚体成長变直，隔壁增多，兩側对称漸不明顯。

軸部構造 由于隔壁的变化，常在珊瑚体中央形成軸部構造，对隔壁延至珊瑚体中央，內緣膨大成直立的实心小棍，称为**中軸**，如*Sinophyllum*（圖 4—24.2）。中軸也可以由原生和一級隔壁延到軸部相交形成，如*Lithostrotionella*（圖4—24.1）。一部分石炭紀和二叠紀的四射珊瑚，由于隔壁延到軸部与横板上凸的中央部分相交，形成松

疏多孔的中柱，在横切面上呈蛛網狀結構，如 *Lonsdaleia* （圖 4-24．3，4）。有的四射珊瑚隔壁內緣至軸部弯曲，互相扭接而成假中柱如*Streptelasma*。

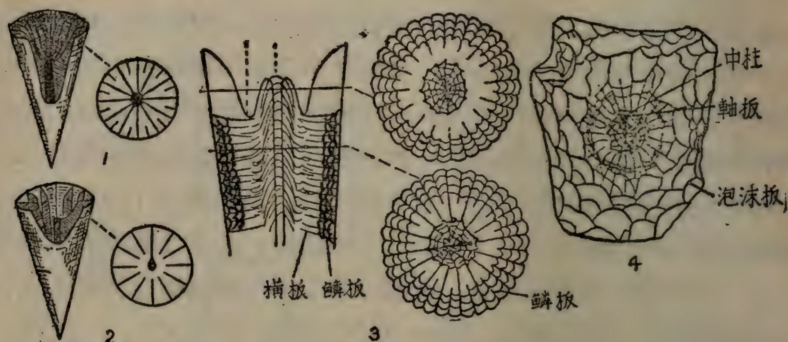


圖 4—24．珊瑚骨骼的軸部構造

1—長隔壁相連形成的中軸；2—对隔壁內緣膨大形成的中軸；3—蛛網狀中柱形成示意圖；4—蛛網狀中柱（*Lonsdaleia* latidayis）

有的四射珊瑚在軸部附近具有內牆，其成因各有不同；有由一級隔壁內緣弯轉与相鄰的隔壁連接而成者，称壁弯內牆；有由鱗板在近軸部層層密集而成者，称鱗板內牆；有的由隔壁在近軸部加厚相連而成、称厚壁內牆；还有些四射珊瑚横板成复杯狀，層層复盖，其周圍部分連接成內牆，称横板內牆（圖 4—25）。



圖 4—25．四射珊瑚的各种內牆（据 Shrock & Twenhofel）

構造类型及地史分布　四射珊瑚的骨骼構造变化复雜，可以区别为四种不同的構造类型。只有隔壁和横板的珊瑚構造最簡單，称單帶型；隔壁不發育，珊瑚体完全被泡沫板充滿者，称泡沫型；也可以說是一种特殊的單帶型；隔壁之外兼有横板和鱗板（或泡沫板）者，称双帶型；除了隔壁、横板、鱗板（或泡沫板），还具有中柱或中軸

者，称三帶型（圖 4—26）。

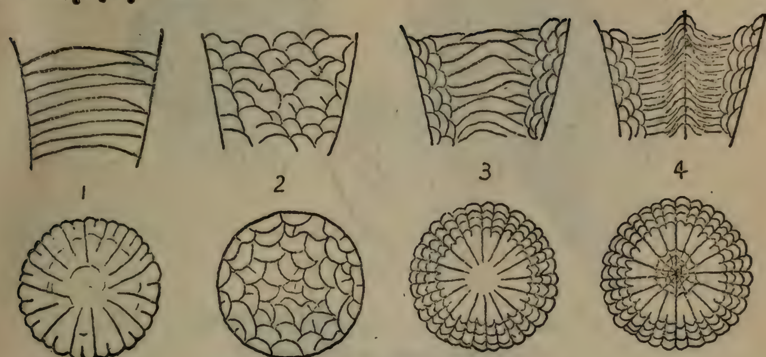


圖 4—26. 四射珊瑚的構造类型

1—單帶型；2—泡沫型；3—双帶型；4—三帶型

最早的四射珊瑚出現于奥陶紀，志留、泥盆兩紀最为繁盛，至二叠紀末全部絕滅。在其發展过程中表現着由簡單到复雜，由單帶型到三帶型的变化。出現于奥陶紀的主要是單帶型的單体珊瑚；双帶型自志留紀开始兴盛，但直到二叠紀还有單帶型及双帶型代表。三帶型限于上古生代，泡沫型僅存在于志留、泥盆兩紀。如將一个三帶型的單体珊瑚，从基部到蕚部，切成許多平行的薄片，加以观察，可以看到在珊瑚体的尖端，只有原生隔壁，沒有横板、鱗板及中柱等構造；愈近蕚部隔壁愈多，横板、鱗板及中柱等也陸續出現。由單帶型經过双帶型最后成为三帶型構造，这些个体發生的階段正好反映了种族系統演化的特点。

單帶型四射珊瑚

Streptelasma Hall（扭心珊瑚） 單体，角錐狀或近柱狀；隔壁多，寬窄相間，寬者达于軸部，內緣成鋸齒狀，近圓周的部分加厚。常具狭窄的主內溝，横板中央凸起，无鱗板（圖 4—27）。中奥陶紀—中泥盆紀。

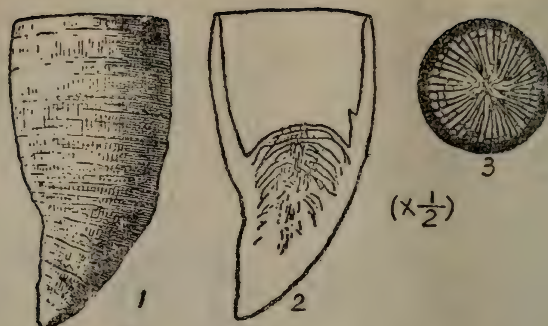


圖 4—27. *Streptelasma corniculum* Hall上奥陶紀，北美
1-外形；2-縱切面；3-橫切面

Zaphrentoides Stuckenberg（内溝珊瑚） 單体，角錐狀或闊錐狀；原生隔壁及一級隔壁寬，次級隔壁極窄。具明顯的主内溝；横板完全，稍凸起；无鱗板（圖4—28）。下石炭紀—二疊紀。



圖 4—28. *Zaphrentoides delanouei* Carruthers 石炭紀，比利时，×2
1—外形；2—横剖面；3—縱剖面

Amplexoides Wang（拟包珊瑚） 單体，小型；圓柱狀或圓錐狀；一級隔壁不成整片，断續地生于横板上面，次級隔壁極短；横板完全，水平；无鱗板（圖 4—29）。志留紀。

Tachylasma Grabau（厚壁珊瑚） 單体，小型，圓錐狀；側隔壁及对側隔壁特别發育，較其他隔壁寬且内側膨大，主隔壁窄小；横板多，稍向上凸；无鱗板（圖 4—30）。二叠紀。



圖 4—29. *Amplexoides appendiculatus* Lindström中志留紀，云南，×2
1—縱切面；2—横切面



圖 4—30. *Tachylasma lopingensis* Grabau 二叠紀，江西，×3
1—外形；2—横切面

Columnaria Goldfuss （柱珊瑚） 板塊狀多角形复体；隔壁薄而寬窄不一；横板平且完全，外壁厚；鱗板僅偶尔發育(圖 4—31)。中奧陶紀—中泥盆紀。

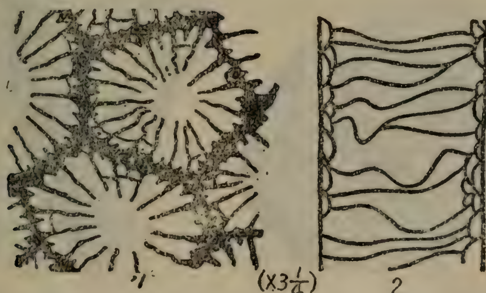


圖 4—31. *Columnaria sulcata* Goldfuss 泥盆紀，×3 $^{1}/_{4}$
1—横切；2—縱切

Stauria Edwards et Haime（十字珊瑚） 塊狀多角复体或藪枝狀复体；主隔壁，对隔壁及側隔壁寬，至軸部相交成十字狀；次級隔壁極短；橫板不完全，鱗板極少發育（圖 4—32）。志留紀。

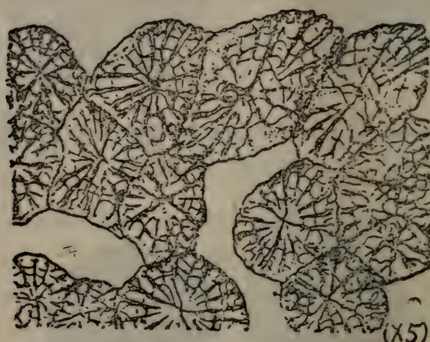


圖 4—32. *Stauria prolifera* Yin志留紀。貴州，×5

Dinophyllum Lindström（卷心珊瑚） 單体，大型，闊錐狀或角錐狀；原生隔壁及一級隔壁寬，达到軸部且捲曲；橫板凸起，无鱗板（圖 4—33）。中志留紀—中泥盆紀。



圖 4—33. *Dinophyllum involutum* Lindström 志留紀，哥德蘭

1—橫切面× 4/5；2—縱切面× 3/4

泡沫型四射珊瑚

Cystiphyllum lonsdale（泡沫珊瑚） 單体，圓錐狀、角錐狀或圓柱狀；珊瑚体被泡沫板充滿；有时具小刺狀隔壁（圖 4—34）。中志留紀—中泥盆紀。

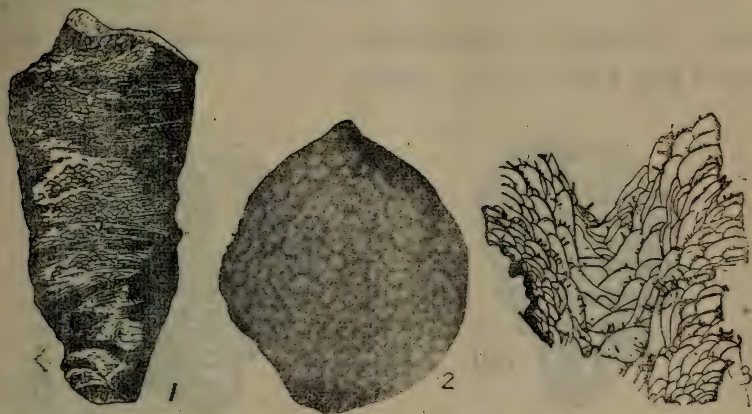


圖 4—34. 1—*Cystiphyllum* sp.（外形）；2—3 *Cystiphyllum Siluriensis* Lindström。志留紀，云南

Holmophyllum Wedekind（候氏珊瑚） 單体，有时为复体；隔壁呈断續成行的小刺，軸部为横板帶，其周圍均为泡沫板所充填（圖 4—35）志留紀。

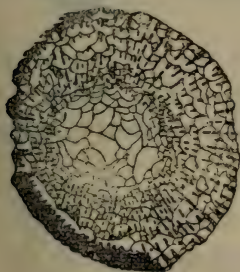


圖 4—35. *Holmophyllum conicum* Wang 中志留紀，云南



圖 4—36. *Calceola sandalina* Lamarck 中泥盆紀，×1

Calceola Lamarck（拖鞋珊瑚） 單体，半錐狀，珊瑚体一側扁平，另一側凸出，具半圓形蓴盖；当蓴盖开啓时，形似一隻拖鞋，故名。內部泡沫板平面凸起，外壁厚，隔壁僅見于周部，呈縱脊狀（圖 4—36）。泥盆紀。

Rhizophyllum Lindström（根珊瑚） 外形似 *Calceala*，比較不規則，外壁表面生中空的鬚根狀芽，內部为泡沫狀構造，隔壁比 *Calceala* 發育（圖 4—37）。志留紀。

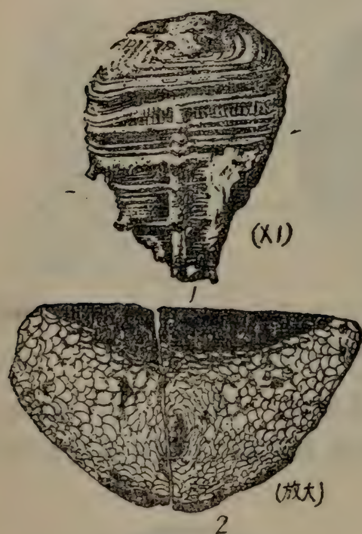


圖 4—37. *Rhizophyllum gotlandicum* Römer 志留紀，哥德蘭
1—原大；2—放大

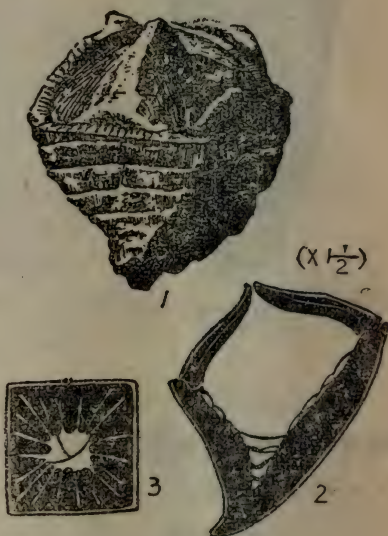


圖4—38. *Goniophyllum pyramidalis* Hisinger 志留紀，哥德蘭 × $1\,^1/_2$
1—外形；2—横切面；3—縱切面

Goniophyllum Edwards and Haime（方錐珊瑚） 單体，方錐狀，具四片三角形蓴盖，外壁厚，內部为泡沫構造（圖 4—38）。志留紀。

四射珊瑚各重要屬地史分布表

类型	屬名	奥陶紀		志留紀			泥盆紀			石炭紀			二叠紀	
		中	上	下	中	上	下	中	上	下	中	上	下	上
單帶型（奥陶紀—二叠紀）	*Streptelasma*	—	—	—	—	—	—	—						
	Zaphrentoides									—	—	—	—	
	Amplexoides			—	—	—								
	Tachylasma											—	—	—
	Columnaria	—	—	—	—	—	—	—						
	Stauria			—	—									
	Dinophyllum			—	—	—	—	—						
泡沫型（志留紀—泥盆紀）	*Cystiphyllum*			—	—	—								
	Holmophyllum			—	—	—								
	Calceola					—	—	—						
	Rhizophyllum			—	—	—								
	Goniophyllum				—	—								

續表

类型	屬名	奥陶紀		志留紀			泥盆紀			石炭紀			二叠紀	
		中	上	下	中	上	下	中	上	下	中	上	下	上
双带型（志留紀—二叠紀）	*Cyathophyllum*							—						
	Prismatophyllum							—	—					
	Phillipsastraea							—	—					
	Endophyllum						—	—						
	Caninia									—	—	—	—	
	Pseudouralinia									—				
	Cystiphrentis									—				
	Bothrophyllum									—	—	—	—	
	Sinophyllum												—	
	Heliophyllum						—	—	—					
	Kueichouphyllum									—				
三带型（石炭紀—二叠紀）	*Clisiophyllum*									—	—			
	Dibunophyllum									—	—	—		
	Lithostrotion									—	—			
	Lonsdaleia										—	—	—	—
	Waagenophyllum											—	- - -	—
	Wentzelella												.....	—

双帶型四射珊瑚

Cyathophyllum Goldfuss（杯珊瑚） 單体，角錐狀或闊錐狀，有时可成复体；一級隔壁薄而寬达于軸部，次級隔壁長度約为一級隔壁的$\frac{2}{3}$；横板整齐，中央向下凹；鱗板多，鱗板帶寬（圖 4—39）。中泥盆紀。

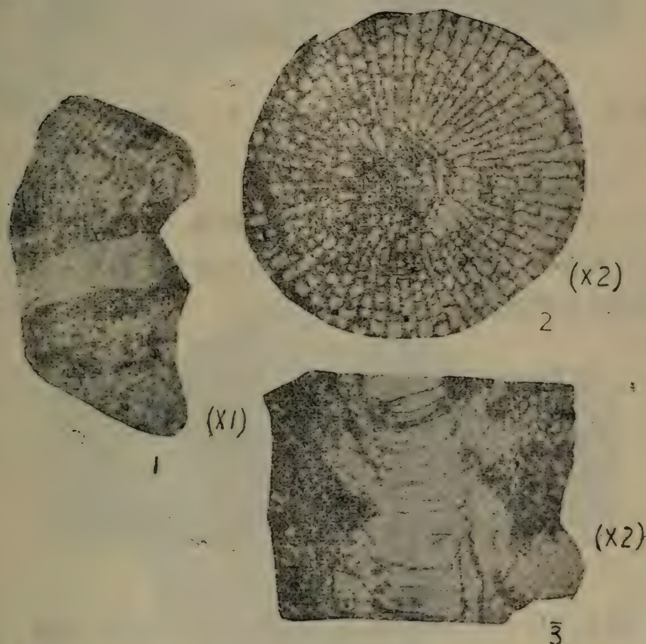


圖 4—39. *Cyathophyllum normale* Wang 中泥盆紀，广西
1—外形×1；2—3—橫切面和縱切面×2

Prismatophyllum Simpson（多角珊瑚） 复体，多角狀；一級隔壁較寬，內緣近軸部，次級隔壁短；隔壁有时具脊板；横板不完全，分化为中部横板及四周的边板[1]；鱗板帶寬（圖 4—40）。中及

---

[1] 边汳为中央横板与鱗汳帶之間的細碎小板，相当于横板的边緣部分。

上泥盆紀。

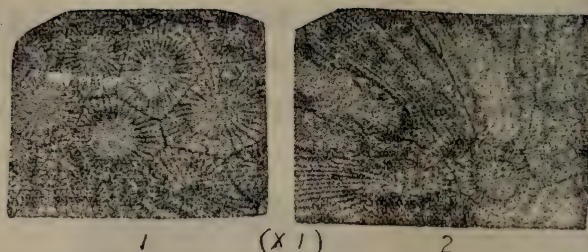


圖 4—40. *Prismatophyllum hexagonum* Yoh中泥盆紀，广西

1—横切面；2—縱切面×1

Phillipsastraea d'Orbigny（費氏星珊瑚） 复体，互通狀，隔壁多，有时具脊板，横板帶窄，鱗板多而不規則（圖 4—41）。泥盆紀，但我國限于泥盆紀。

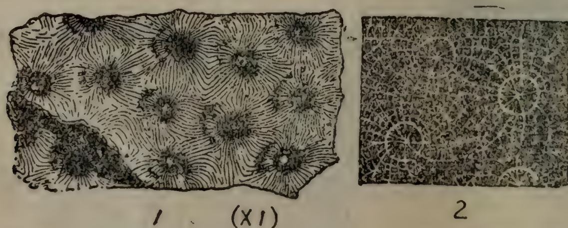


圖 4—41. *Phillipsastraea hennahi* Lonsdale 泥盆紀，德國

1—外形×1； 2—横切面，放大

Endophyllum Edwards and Haime（内板珊瑚） 單体或复体，周部泡沫板發育，隔壁限于中部，横板中央上凸，周部略向下凹（圖 4—42）。泥盆紀。

Caninia Miehelin（犬齒珊瑚） 單体，小型，角錐狀；隔壁幼年时寬几达軸部，長成后变窄，达不到軸部，主隔壁不發育，具寬而顯著的主內溝；横板平而完全，周部略向下斜，早期鱗板不發育（圖

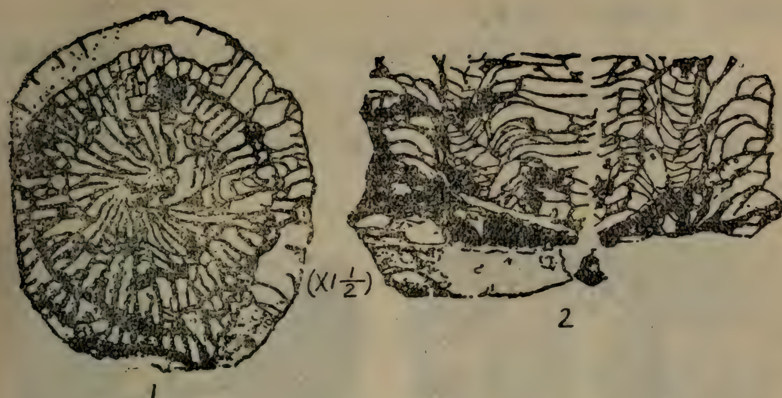


圖 4—42. *Endophyllum annuatum* Wang中泥盆紀，云南

1—橫切面；2—縱切面

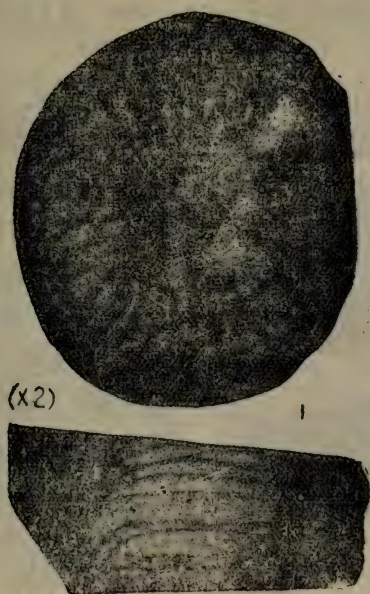


圖 4—43. *Canina mapingensis* Lee et Yü上泥盆紀，广西

1—橫切面；2—縱切面×2

4—43）。石炭紀—二叠紀。

Pseudouralinia Yü（假烏拉珊瑚） 單体，大型，近圓柱狀；蕚極深。一級隔壁寬，对部隔壁尤寬，因此主部与对部的發育不平均。主隔壁不發育，形成較窄的主內溝；对部具泡沫板，隔壁达不到周部（圖4—44）。下石炭紀。



圖 4—44. *Pseudouralinia tangpakouensis* Yü下石炭紀，貴州
1—横切面；2—縱切面 ×1

Cystiphrentis Yü（泡沫內溝珊瑚） 單体、小型，角錐狀；主隔板不發育，形成明顯的主內溝，成年后泡沫板發育，对部的泡沫帶較寬，周部隔壁成断續狀（圖4—45）。下石炭紀。



圖 4—45. *Cystiphrentis kolaohoensis* Yü下石炭紀，貴州
1—外形×1；2，3—横切面及縱切面×2

Bothrophyllum Traustchold（溝珊瑚）單体，圓錐狀或柱狀；隔壁較窄，达不到軸部；横板帶寬，横板密而略向上凸，鱗板帶較窄；具不很顯著的主內溝。下石炭紀—二叠紀。

Sinophyllum Grabau（中國珊瑚）單体，小型，角錐狀；隔壁厚，次級隔壁甚窄，对隔壁內緣膨大成中軸；横板完全，向上

凸，无鳞板（圖 4—46）。*Sinophyllum*由中軸及横板構成特殊的双帶型，不同于一般情况。上石炭紀—二叠紀（圖 4—46）。

Heliophyllum Hall（脊板珊瑚）　單体，圓錐狀或近柱狀，有时为复体；隔壁多，內側常加厚，上具脊板，鳞板球形（圖 4—47），泥盆紀。

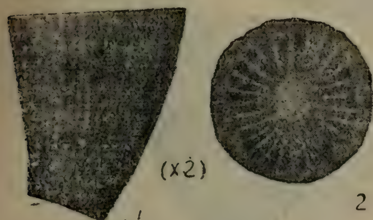


圖 4—46. *Sinophyllum pendulum* Grabau 二叠紀，江西，×2
1—外形；2—横切面



圖 4—47. *Heliophyllum halli* Edwards and Haime泥盆紀，北美
1—外形×1/2；2，3—横切面及縱切面×1

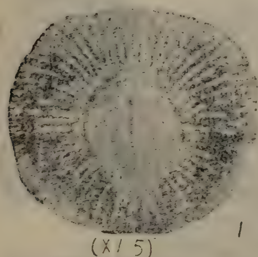
Kueichouphyllum Yü（貴州珊瑚）　單体，大型圓錐狀或近柱狀；隔壁多而寬，主部隔壁加厚，具明顯的主內溝，横板不完全，分中央的中板及周圍的边板；鳞板多呈球狀，鳞板帶寬。部分一級隔壁常至軸部扭曲形成不很顯著的中柱（圖 4—48）。下石炭紀。

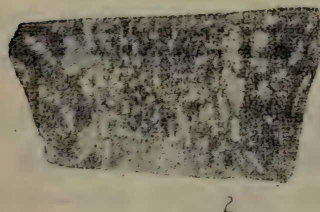


圖 4—48. *Kueichouphyllum sinense* Yü 下石炭紀，广西，×1
1—横切面；2—縱切面

三帶型四射珊瑚

Clisiophyllum M'Coy（蛛網珊瑚） 單体，角錐狀或近柱狀；一級隔壁多而寬，次級隔壁較窄；由隔壁內緣与中凸的横板組成中柱；鱗板小而多（圖 4—49）。下—中石炭紀。







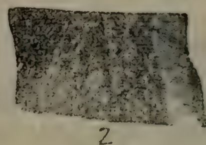


圖 4—49. *Clisiophyllum multiplexum* Yü 下石炭紀，湖南，$\times 1^{1}/_{2}$
1—横切面；2—縱切面

圖 4—50. *Dibunophyllum yui* Chi 下石炭紀，貴州，$\times 1^{1}/_{2}$
1—横切面；2—縱切面

Dibunophyllum Thomson et Nicholson（栅珊瑚） 單体，較大，圓錐狀或近柱狀；一級隔壁多，常在近軸部加厚，次級隔壁極窄；鱗板密多，排列整齐。具中柱，成因与 *Clisiophyllum* 的中柱相同；一級隔壁內緣常延至軸部与中柱相連（圖 4—50）。下石炭紀。

Lithostrotion Fleming（石柱珊瑚） 复体，樹枝狀或多角狀；对隔壁內內緣膨大成中軸；横板完全，中央凸起成帳蓬狀；鱗板較少（圖 4—51）。石炭紀。

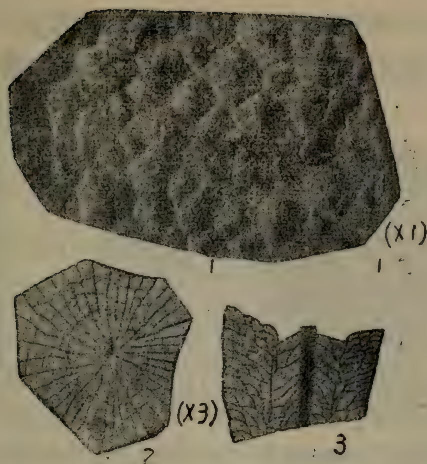


圖 4—51. *Lithostrotion Portlocki* 下石炭紀，愛尔蘭
1—外形×1；2，3—横切面及縱切面，×3

Lonsdaleia M'Coy（藍氏花珊瑚） 复体，藪枝狀或多角狀；具發育完好的中柱，泡沫板發育，隔壁限于近軸部，达不到圓周（圖 4—52）。下石炭紀—二叠紀。

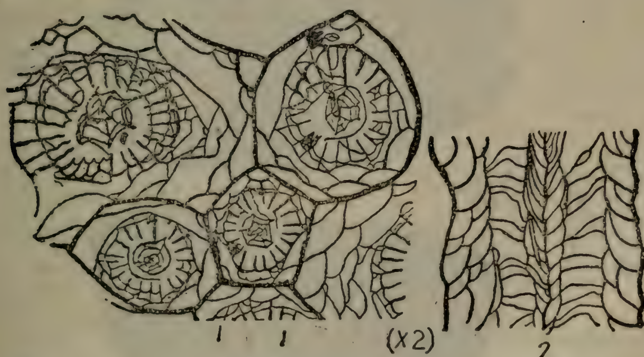


圖 4—52. 1—*Lonsdaleia floriformis* 石炭紀，愛尔蘭，×2；
2—*Lonsdaleia duplicata* Martin 石炭紀，×2，英國

Waagenophyllum Hayasaka（衛根（瓦氏）珊瑚） 复体，藪

枝狀；隔壁微曲，外緣常加厚；橫板密，不完全，中部凸起；鱗板少，具明顯的中柱（圖 4—53）。上石炭紀—二叠紀。

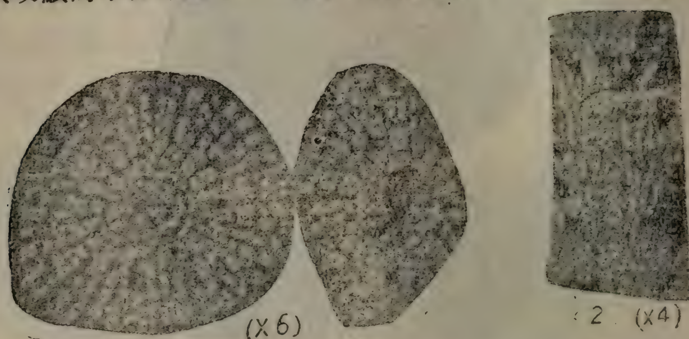


圖 4—53. *Waagenophyllum indicum* var. *kueichouensis* Huang

二叠紀，貴州

1—橫切面；2—縱切面

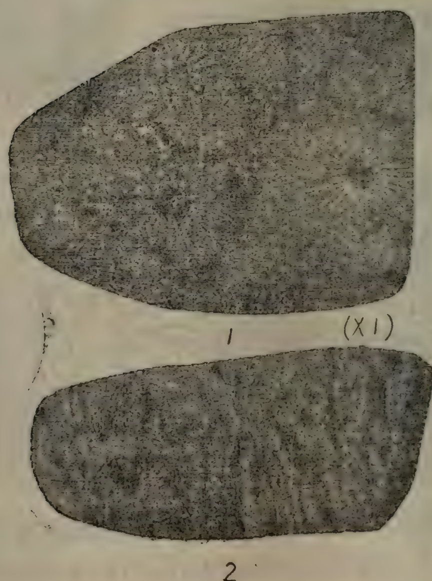


圖 4—54. *Wentzelella szechuanensis* Huang 下二叠紀，四川

1—橫切面；2—縱切面

Wentzelella Grabau（文氏珊瑚） 复体，多角狀；外壁常呈鋸齒狀弯曲；隔壁多細而微曲，具明顯的中柱，鱗板多，鱗板帶寬（圖4—54）。二叠紀。

第二目　六射珊瑚（Order Hexacoralla）

六射珊瑚为現代海洋中相当繁殖的动物，营單体或群体生活。触手和隔膜的数目为六的倍数。

一部分六射珊瑚如海葵，不具硬体，少数营群体生活者分泌角質，造成裹在共体里面的骨軸。古生物学意义最大的是具有灰質骨骼的六射珊瑚，这一項通常称为石珊瑚，它們的骨骼和四射珊瑚一样，也是一个灰質座，为珊瑚虫棲息之所。但在構造上有許多地方与四射珊瑚不同。最大的区别在于六射珊瑚的隔壁全部为輪生。最先發生的六个原生隔壁在珊瑚体内平均排列成六輻射对称。随着珊瑚体的增大，在每两个原生隔壁的間隙中發生一个第一輪次生隔壁，这六个第一輪次生隔壁差不多同时發生；以后又以同样的方式發生第二輪、第三輪以至更多的次生隔壁。因此六射珊瑚的第二輪次生隔壁数目是12，第三輪是24，第四輪是48…，每輪次生隔壁的数目总是等于在它們以前發生的隔壁数目的总合，也就是六射珊瑚每增加一輪次生隔壁，其隔壁的总数增加一倍，并且一定是六的倍数。輪生的方式使得六射珊瑚的隔壁采取了輻射对称的排列，这种情况在珊瑚体的尊部或横切面上明顯地表現出來；同时，在縱的方向，在珊瑚体的任何部位，隔壁都是彼此近乎平行地排列，不同于四



圖 4—55．六射珊瑚隔壁的發生与排列

1—6个原生隔壁； 2—6个第一輪次生隔壁；3—12个第二輪次生隔壁

射珊瑚的兩側对称的排列形式（圖 4 —55）。

六射珊瑚的隔壁輪生并且產生輻射式排列，是由于它們在海底上直立生長的原故。六射珊瑚以珊瑚体的基部固着于底層，直立向上地生長，各部分的隔壁都很自然地順着垂直于蕚緣的方向發育，不会象四射珊瑚那样；因为四射珊瑚早期是躺臥生長的，致使主部的隔壁受到限制不能垂直蕚緣生長，終于產生兩側对称的排列。

有些古生代后期的四射珊瑚，隔壁排列的兩側对称極不顯著，常常在对隔壁和兩个对側隔壁之間也發生了一級隔壁。这种情况可以說明， 六射珊瑚是由四射珊瑚演化而來的。 四射珊瑚由早期的躺臥生長，轉向終生直立生長，便導致隔壁兩側对称排列的因素消失，而產生了六射珊瑚。

六射珊瑚的隔壁常与四射珊瑚相反，凸出外壁表面而成隔壁脊，其原生隔壁和發生較早的次生隔壁常至軸部相連而成中軸。有时在軸部附近生許多放射狀縱向窄板，其外緣与某些隔壁的內緣相对，称为放射板（圖 4 —56）。

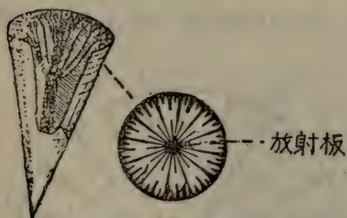


圖 4—56. 六射珊瑚的中軸及放射板

在横列構造中，六射珊瑚的横板、鱗板都不如四射珊瑚發育，而在隔壁的表面常生横刺，相鄰兩隔壁上的横刺常常相連。

群体六射珊瑚所分泌的骨骼往往造成大規模的珊瑚礁。其复体除象四射珊瑚一样由出芽生殖形成外，有时还由分裂的方法產生；有时分裂不完全，相鄰的个体沒有徹底分开，常局部地相連，形成縱列式复体（圖 4 —18）。有的六射珊瑚，其組成复体的單体是分散的，彼此之間以疏松多孔的共骨相連。

最早的六射珊瑚，出現于三叠紀，以复体的造礁珊瑚为主。單体的六射珊瑚至侏罗紀才漸趋繁盛，在白堊紀及新生代时發展迅速。現代六射珊瑚在清澈的淺海中分布極广。

Fungia Goldfuss（菌珊瑚） 單体大型，珊瑚体扁圓形，基部稍向內凹；隔壁多而密，長短相間，隔壁表面生橫刺，橫刺有时彼此相連，沒有外壁（圖4—57）。白堊紀—現代。

Montlivaltia Lamouroux（高壁珊瑚） 單体，珊瑚体近柱形、錐形或陀螺形；隔壁多而寬，上緣常呈鋸齒狀，外壁發育，隔壁上部突出外壁之上（圖4—58）。三叠紀—第三紀。

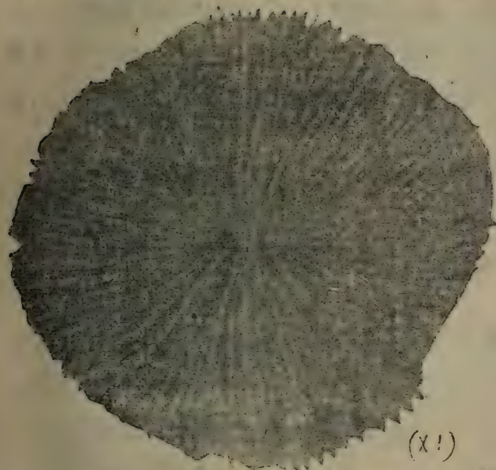


圖 4—57. *Fungia patella* Ellis
現代×1



圖 4—58. *Montlivaltia trochoides* 白堊紀，英格蘭，×1/2

Turbinolia Lamark 單体小型的錐狀珊瑚，隔壁長短相間，外

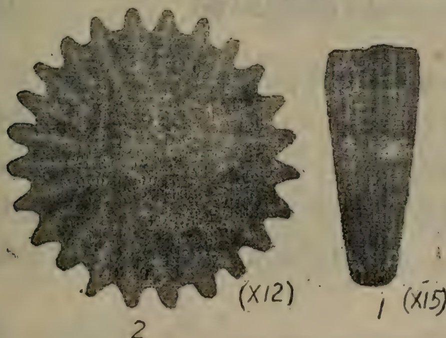


圖 4—59. *Turbinolia pharetra* Lea 始新世，北美
1—外形；2—橫切面

緣突出成隔壁脊，中軸發育（圖 4—59）。第三紀—現代。

Thecosmilia Edwards and Haime（厚壁珊瑚） 复体，分枝狀，隔壁多，表面生橫刺，上緣突起呈鋸齒狀，萼部深陷，外壁厚，具隔壁脊，中軸不發育或完全消失（圖 4—60）。三叠紀—白堊紀。

Thamnasteria Lesauvage（互通珊瑚） 塊狀复体的互通式珊瑚，萼淺，隔壁表面具瘤粒及橫刺，中軸細，有时不發育（圖 4—61）。三叠紀—第三紀。



圖 4—60. *Thecosmilia trichotoma* (Goldfuss) 上侏罗紀，英格蘭

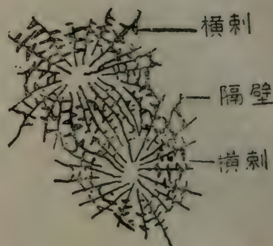


圖 4—61. *Thamnasteria rectilamellosa* Winkler 上三叠紀，北美

第二亞綱　八射珊瑚亞綱（Octocoralla 或 Alcyonaria）

八射珊瑚全部营群体生活，每个珊瑚虫具有八个隔膜和八个触手，后者环口而生，圍成一个單圈，并且分枝成羽狀。

在八射珊瑚的群体中，珊瑚虫彼此分开而以共体相連；相鄰的珊瑚虫以腔腸壁延伸所成的管道互相溝通，这些管道穿插在共体中，使后者成为多孔狀。新的珊瑚虫由管道發生，以其基部連接在共体上生長（圖 4—62）。

八射珊瑚的骨骼是多种多样的，有的骨骼僅系許多包裹在中膠層內的分散的灰質骨針。有的（如 *Corallium* 紅珊瑚）則形成为共体和



圖 4—62. 紅珊瑚群体的一部分

珊瑚虫所包圍的骨軸。紅珊瑚的骨軸由灰質組成，另外有些八射珊瑚的骨軸由角質組成，有时由灰質与角質互相摻雜。

此外如 *Tubipora*（管珊瑚）及 *Heliopora*（蒼珊瑚）等形成更加复雜的骨骼。

Tubipora（管珊瑚）的复珊瑚体由許多平行排列的灰質管構成，灰質管間以多層灰質平板相連接，灰質板的方向大致与灰質管垂直。灰質管为珊瑚虫棲息之所，由珊瑚虫本身所分泌，內部以漏斗狀橫板隔成許多間段。灰質板应为共体的底部分泌的共骨，在珊瑚虫不断生長的过程中，共体与之同时向上移，每移动一段便分泌一層灰質板作为共体依附的底層，因此許多層灰質板，彼此相距一定的間隔而互相平行地排列（圖 4—63）。

Heliopora（蒼珊瑚）的复珊瑚体由大小兩种灰質管構成，大管为珊瑚虫所分泌，小管为共体底部的管狀突起所分泌，二者內部都被水平的橫板隔断，大管里面具有类似隔壁的構造，数目常为15；在八射珊瑚中这种类似隔壁構造的数目与隔膜的数目不相符，因而称为假隔壁（圖 4—64）。白堊紀—現代。

八射珊瑚自三叠紀开始出現，經中生代、新生代以至現在，日趋繁盛；但化石很少，古生物学意义不大。

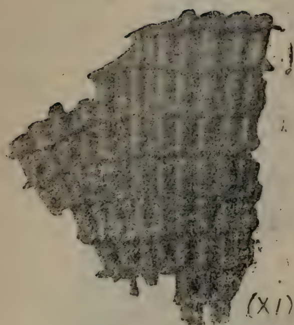


圖 4—63. *Tubipora musieca*
現代





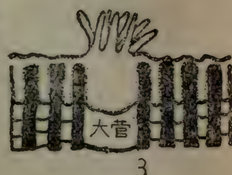


圖 4—64. *Heliopora caerula*
1—复体縱切面；2—复体的横切面；
3—軟体与骨骼的关系

第三亞綱　板狀珊瑚（Tabulata）

板狀珊瑚是已經滅絕的动物，最早的代表出現于奧陶紀，至古生代几乎全部滅亡，僅極个別的代表延續至中生代。

板狀珊瑚的骨骼全部为复体，其特点为个体很小，个体中横板發育，隔壁完全消失，或僅在外壁內面突起成縱脊狀，有时成短刺狀；如具縱脊狀的隔壁，其数目常为 6 或12。鱗板、泡沫板、横刺、中軸及中柱等構造在板狀珊瑚中完全消失。复体的形狀变化很多，最常見的有塊狀、分枝狀及藪枝狀等。

板狀珊瑚早已滅絕，对其軟体的特点一无所知；在骨骼中隔壁不發育，不象四射珊瑚能从隔壁的排列反映出隔壁發生的方式及順序。由于缺少足夠的根据，板狀珊瑚与其他各类珊瑚的关系以及确切分类位置至今沒有肯定。有人因某些板狀珊瑚的骨骼構造与八射珊瑚有相似之处，將它們附屬于八射珊瑚亞綱；也有人因为某些板狀珊瑚的隔壁数目为 6 或12，認为它們与六射珊瑚的親緣关系較近。这些看法各

有一定的根据， 也各具一定的缺点。 因此要确定板狀珊瑚的分类位置，尚有待于進一步的研究。我們暫將它列为一个独立的亞綱。

Favosites Lamarck（蜂窩珊瑚） 复体塊狀或分枝狀，單体多角柱狀；隔壁消失，成縱脊狀或成刺狀。横板非常發育，平而密，外壁薄，常具成排的壁孔（圖 4—65）。奥陶紀—二叠紀。

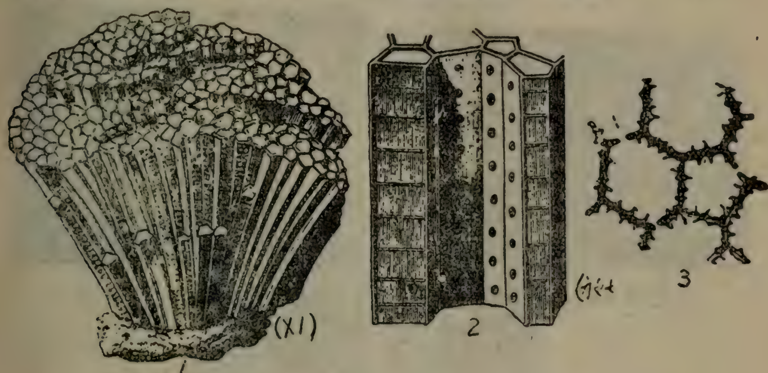


圖 4—65. *Favosites polymorpha* (Goldfuss) 泥盆紀，中欧
1—复体外形；2—横板及壁孔；3—复体横切面，表示刺狀隔壁

Syringopora Goldfuss（笛珊瑚） 复体藪枝狀，單体圓管狀，



圖 4—66. *Syringopora ramulosa* Goldfuss 石炭紀，中欧，× 1。（我國貴州、湖南、江苏等地，下石炭紀）

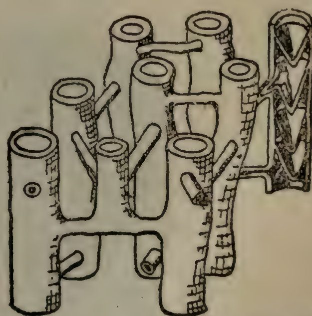


圖 4—67. *Syringopora*的复体結構及漏斗狀横板

彼此相距一定間隔，近平行排列；相鄰的單体以横管相連，隔壁刺狀；横板中央向下凹，呈漏斗狀（圖 4—66,67）。志留紀—石炭紀。

Hayasakaia(=*Tetrapora*) Yabe and Hayasaka（方管珊瑚）复体藪枝狀，結構与 *Syringopora* 同，惟單体成方管狀，横板平或向下凹（圖 4—74）。二叠紀。

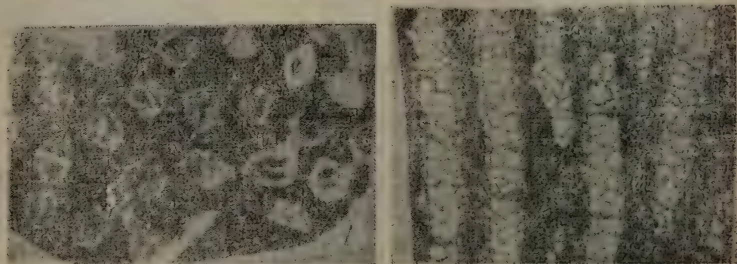


圖 4—68. *Hayasakaia* (=*Tetrapora*) *elegantula* Yabe & Hayasaka 二叠紀，貴州
1—横切面；2—縱切面

Michelinia de Koninck（米氏珊瑚）复体圓盤狀，單体多角管狀，自复体基部中心放射排列；具極不發育的隔壁；横板不規則；复体基部有表壁包裹，表壁上生有根狀突起（圖 4—69）。泥盆紀—石炭紀。

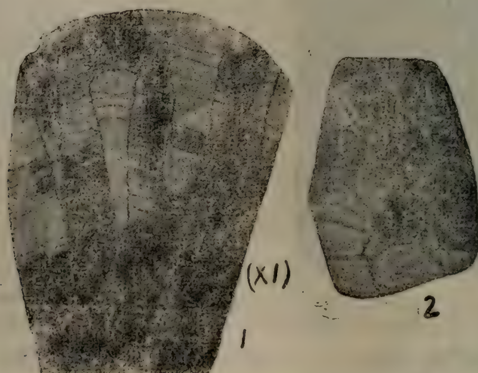


圖 4—69. *Michelinia abnormis* Huang 二叠紀，貴州

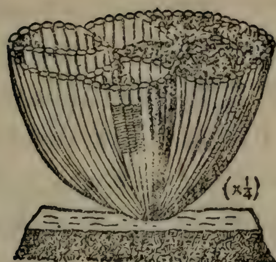


圖 4—70. *Halysites* 的复体外形

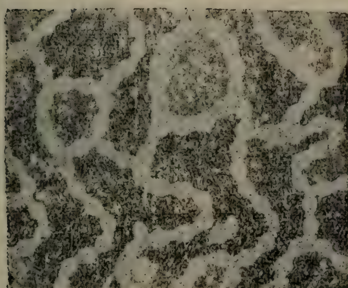




圖 4—71. *Halysites catenularia* (Linne) 中志留紀，湖北，×1 1/2

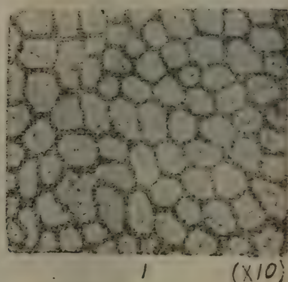
1—横切面 2—縱切面

Halysites Fischer（鏈珊瑚） 單体橢圓管狀，有时粗細兩种管彼此相間排列。 單体沿長軸相連， 成單排，并且圍成許多橢圓形筒，互相連接成为复雜的复体；横切面呈鏈狀。沒有隔壁或具刺狀隔壁；横板密多，平或向下凹(圖 4—69,70)。上奧陶紀—下泥盆紀。

Chaetetes G. Fischer von Waldheim（刺毛珊瑚） 复体塊狀，由極細的多角管狀單体組成；沒有隔壁，横板薄，排列疏密不一（圖 4—72,73）。奧陶紀—侏罗紀（美洲）；泥盆紀—石炭紀（亞洲）。



圖 4—72. *Chaetetes radians*复体外形 下石炭紀，×1



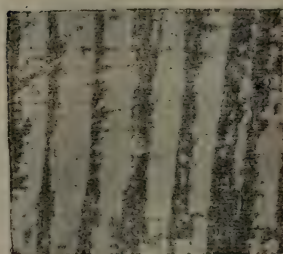


圖 4—73. *Chaetetes lungtanensis* Lee et Chu 中石炭紀，江苏
1—横切面；2—縱切面，×10

Heliolites Dana（日石珊瑚） 复体塊狀， 常呈球形。有时为分枝狀，由大小兩种个体組成。大者圓管狀，可能是珊瑚虫棲息之所；具極窄的隔壁，常为12个；横板平而稀。小者多角管狀，可能是共体分泌的共骨，不具隔壁，横板平而密（圖 4—74）。奧陶紀—泥盆紀。

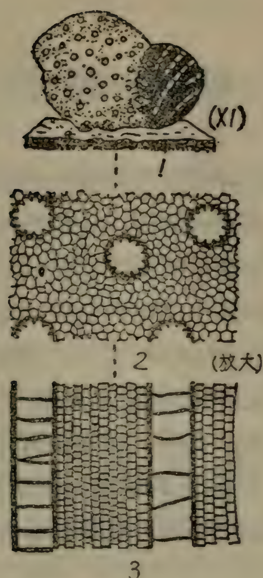


圖 4—74. *Heliolites interstinctus* (Linnaeus) 泥盆紀，北美
1—外形×1；2—复体的横切面，放大；3—复体的縱切面，放大

Aulopora Goldfuss　复体分枝狀，每个單体都以其一側附着于它物上生長，單体角錐狀或近圓管狀，以基部前一个單体相連，横板稍弯曲（圖 4—75）。奥陶紀—石炭紀。

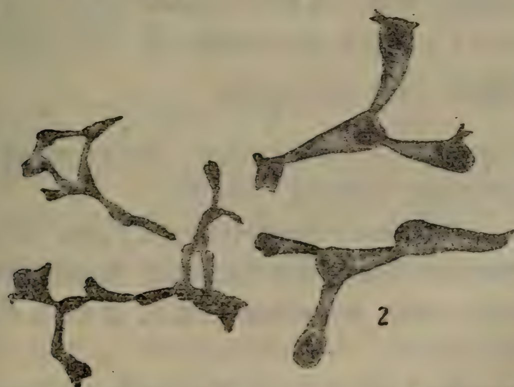


圖 4—75. *Aulopora elleri* M. A. Fenton 中泥盆紀，北美

第五章 蠕虫超門(Vermes)

蠕虫是許多形体延長并且兩側对称的动物，身体明确分化为前端和后端、背面和腹面以及左右兩側。一般沒有肢体，靠全身肌肉收縮而蠕动。但有些蠕虫动物身体兩側生有活动的突起（疣足）当为原始的肢体。由單層的上皮和構造复雜的肌肉形成包裹着內部器官的皮膚肌肉囊。中央为內胚層圍成的消化管。上皮由外胚層形成，肌肉則由中胚層形成，因此蠕虫已經和其他更高級的动物一样，是具有三个胚層的动物。高等的蠕虫还在中胚層內發育了体腔。

身体的兩側对称和中胚層的發育，使蠕虫獲得了較強的运动机能，各种器官系統也因之而發达，这些都标志着蠕虫比較海綿和腔腸动物更为進化了一步。

蠕虫能夠适应于各种生活环境，因而无論海水、淡水或者潮湿的土壤中都有它們存在，还有許多蠕虫在动植物或者人体中营寄生生活，常常是寄生虫病的病源，因此在动物学中对于蠕虫的研究是具有重要意义的。但在古生物学方面，蠕虫的化石很少，到現在为止，它們的遺体化石僅見于加拿大西部中寒武紀的布澤士頁岩（Burgess shale）（圖5—1）；至于遺跡也發現不多。

蠕虫种类繁多，可分为下列四門：

扁虫門（Platyhelminthes）發育了中胚層，但尙无体腔的蠕虫，身体背腹扁平，絕大多数营寄生生活，例如条虫。沒有化石。

圓虫門（Nemathelminthes）中胚層內已經發育了空腔，但为原腔，沒有特殊的体腔膜，內臟器官位于其中。身体呈圓綫条狀、橫切面圓形，表面被以致密的角質層。圓虫生活于海洋、淡水或潮湿的土壤中，或者寄生于动植物体內。沒有化石。

紐虫門（Nemertini）身体帶狀、背腹扁平的蠕虫，体形与扁虫相似，但內部

結構有許多地方与扁虫不同。例如紐虫有血液系統与肛門，扁虫則二者均缺。紐虫多少为海產底棲动物。沒有化石。

环虫門（Annelides）环虫为蠕虫中構造最复雜、最高級的一类，身体細長，分成許多体節。除了最前端的头節和最末端的肛門節之外，其余的体節形狀相同。每一体節的兩側生着成束的剛毛，有时体節兩側生出肌肉突起，形成疣足，上生剛毛，是环虫的行动器官（圖5—1）。身体內部分節与外部所見的体節符合，各節內部構造相同，各种內部器官重复地分布于每節之中。中胚層內划分出眞正的体腔，体腔內面由体腔膜圍成（圖5—2）。头節背面生触角及視覺器官；腹面有口，由口進入位于体腔中央的消化管；消化管由口一直通向身体末端的肛門，包括咽喉、腸、直腸等部分。現代海生食肉的多毛綱环虫，其咽喉具有坚硬似角質的齒狀顎板，形狀与沙魚的牙齒相似。



圖 5—1. 环虫身体的外形 *Aysheaia pedunculata* 复原形圖中寒武紀加拿大
1—体節；2—疣足；3—剛毛

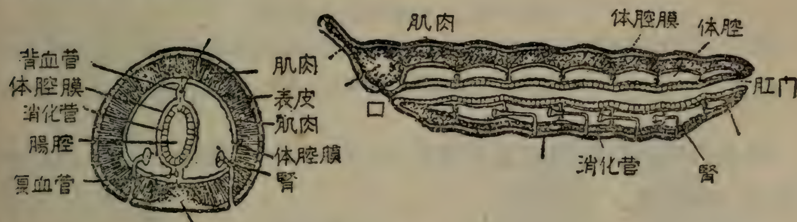


圖 5—2. 蠕虫身体的構造 *Polygordius* sp. 現代

环虫分布于海水、淡水或潮湿的土壤中；多数为海生，营游泳或底棲生活，常鑽入泥沙中，遺留鑽孔痕跡；有些营固着生活，分泌灰質或膠結外界物質，形成坚硬的保护管，以固定在海底或其他物体之上。

环虫是蠕虫唯一具有化石代表的一門，前面提到的加拿大西部布氏頁岩中的蠕虫遺体就是环虫化石。計有 *Aysheaia* 及 *Canadia* 等

重要的屬（圖5—3）。

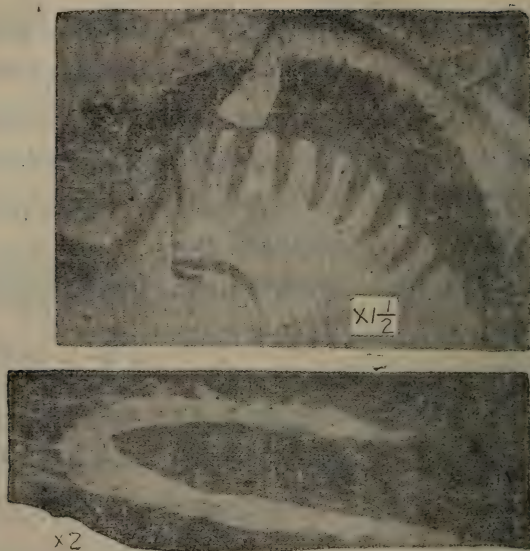


圖 5—3. 几种环虫遺体化石
1—*Aÿsheaia pedunculata* × 1½；2—*Canadia setigera*
均見于中寒武紀，加拿大，×2

环虫的保护管化石最常見者有 *Spirorbis* （蟠龍介）及 *Serpula* （龍介）等兩屬。

Spirorbis Lamarck（蟠龍介） 微小螺旋灰質虫管，表面光滑或具同心紋、环節、瘤、刺等紋飾。以平的一面固着于其他物体之上，如在軟体动物、腕足动物的介壳或在植物体上都常有 *Spirorbis* 固着（圖5—4）。奧陶紀—現代。

Serpula Linnaeus（龍介） 灰質小管，呈不規則的弯曲或螺旋狀，一端閉塞，常常集聚成群，固着于其他物体之上（圖 5—5）。志留紀—現代。

环虫多毛綱牙狀顎板的化石自下古生代开始出現，称为虫牙（Sco-

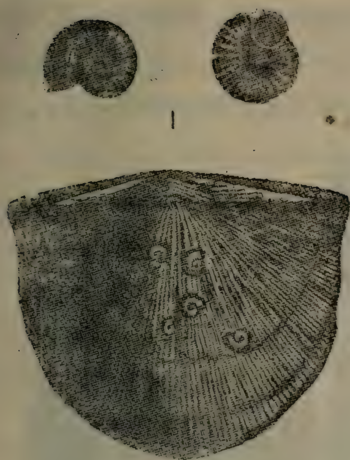




圖 5—4. 1—*Spirorbis laxus* 泥盆紀，北美、放大；2—*Spirorbis omphaaldes* 固着于腕足动物的壳上。中泥盆紀，德國爱非尔

圖 5—5. *Serpula limax* 中侏罗紀，德國，原大

lecodont）。虫牙屬微体化石，形狀变化不一，其成分以有机質（占50%）及二氧化矽（占45%）为主（圖5—6,7），化石均呈黑色。

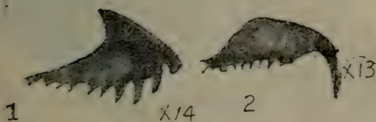




圖 5—6. 虫牙化石
1—*Arabellites cristatus*奥陶紀，北美，×14；2—*Arabellites elegans*志留紀，北美，×13

圖 5—7. 虫牙化石*Oenonites fornicatus* 志留紀，北美，×35

蠕虫生活活动的各种痕跡，最早的發現于前寒武系，以后也偶見于其他各时代地層，例如 *Nereites* 則为髮辮狀的爬痕，这种髮辮狀

花紋可能由于疣足的运动而形成（圖5—8）。*Helminthoides* 是一种光滑的槽狀爬痕，呈極規則的弯曲（圖5—9）。有些蠕虫鑽入泥沙底層造成U形或者分枝狀的虫孔（圖5—10）。U字形的虫孔兩端向外开口，根据現代的观察蠕虫鑽入其中常將身体兩端突出口外。

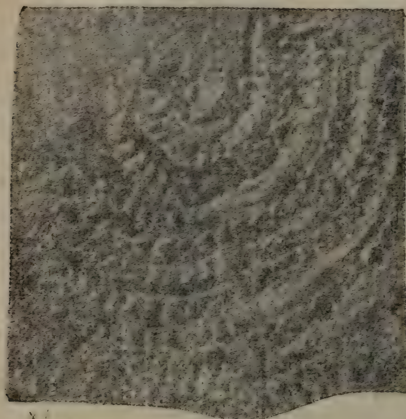


圖 5—8. 虫跡化石 *Nereites loomisi*，中泥盆紀，德國

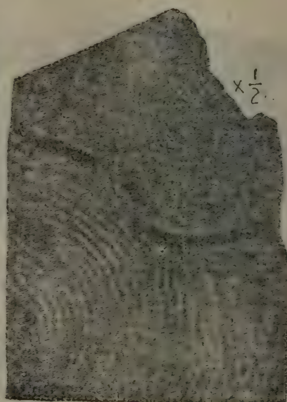
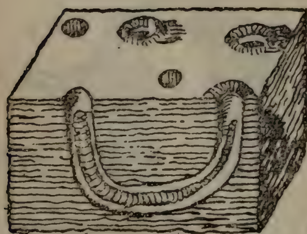


圖 5—9. 虫跡化石 *Helminthoides labyrinthica* 始新世，德國，×1/2



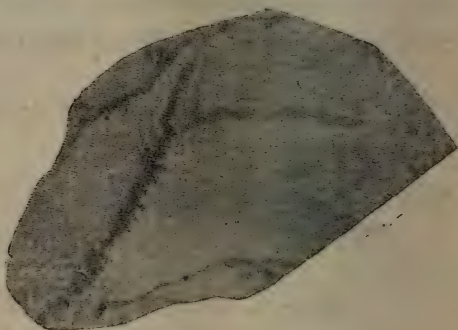


圖 5—10. 虫孔

1—U形虫孔立体圖解；2—分枝狀虫孔 *Planolites corrugatus* 前寒武紀，北美

此外还有牙形虫化石（*Conodonts*）（圖5—11），其分类位置尙未确定，因与虫牙化石有相似之处，有人認为可能是蠕虫的遺体。牙

形虫化石首由俄國的古生物学家潘第尔（Х. И. Пандер）在 1856 年發現于俄國西北部奥陶系中；形体微小，長度一般不到 1 毫米，最大僅达 2 毫米，成分为磷灰質，極似磷灰石。微細構造大別分为纖維狀及層狀兩种，外形呈錐狀的化石，各層呈叠錐狀。化石保存为淡黃色至淺褐色　透明或近半透明。除色澤、形狀均可与虫牙化石区別外，最大的差異在成分方面。根据成分及增長情形的类似，以及錐狀齒常附着于顎板的事实，很多人認为牙形虫应为已絕跡的低等魚类的顎牙。总之，本类的分类位置尙待進一步研究。牙形虫化石出現时代自奥陶紀至二叠紀，与虫牙均屬微体化石，在地層对比上極为重要；但我國尙未發現，今后应当留意采集。

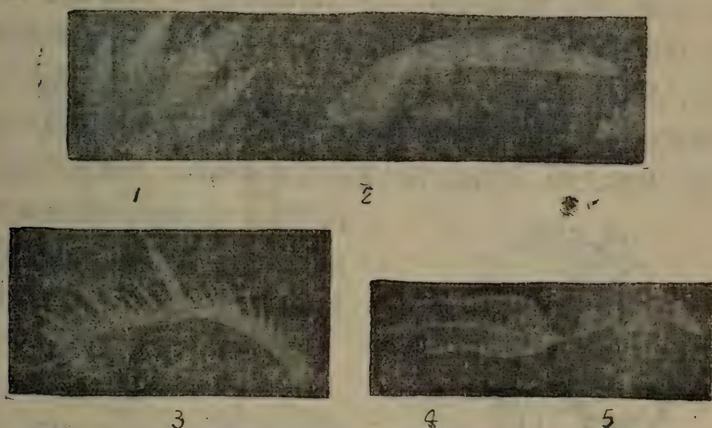


圖 5—11. 牙形虫化石

1—*Leptochiagnathus quadrata* 下白堊紀，北美；2—*Multioistodus subdentatus* 中奥陶紀，北美；3—*Angulodus demissus* 上泥盆紀，北美；4—*Polygnathus lobata* 下石炭紀，北美；5—*Scaliognathus anchoralis* 下石炭紀，北美

第六章 苔蘚动物門 (Bryozoa 或 Polyzoa)

一般特征及軟体構造

苔蘚虫是水生營固着生活的群体动物，大多数生活在海水中，少数几屬分布于淡水。个体微小，其橫切面直徑一般都不到一毫米，長度也不过数毫米。个体成圓筒狀或囊狀，由体壁圍成体腔，体壁为由上皮及肌肉組成。在体腔的上半部有U形消化管位于其間。消化管包括口、咽道、胃、腸及肛門，口和肛門同向身体的頂端开孔，位置很接近。口的周圍生許多細長的触手，触手上生纖毛，纖毛顫动使水流入口中，將食物微粒帶入其中。触手在口的周圍圍成圓圈或半圓圈狀，構成触手环。触手环和U形消化管的上部可以伸出体腔外面，也可以縮入体腔之中。在消化管的底部生有牽引肌，为成束的肌肉，一端固着于消化管的底部或兩側，一端固着于体壁內面。牽引肌收縮，即可將触手环及消化管上部拉入体

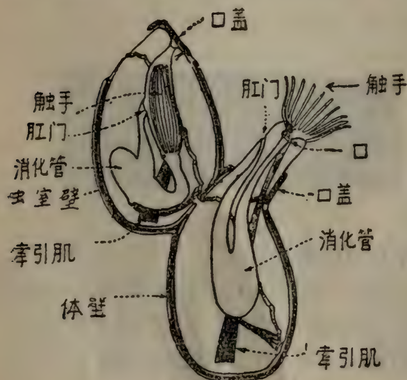


圖 6—1. 苔蘚虫軟体構造及軟体与硬体的关系(表示兩个苔蘚虫个体)
1—个体伸出虫室之外捕取食物的情況；2—另一个体縮入虫室內，虫室口为口蓋所掩閉，(据Shrock 及 Twenhofel)

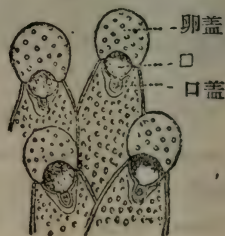


圖 6—2. 苔蘚虫虫室口、口蓋及卵器 *Smithia la d horovi* 現代的唇口目苔蘚虫

腔（圖6—1）。

硬体構造及复体形成 苔蘚虫由体壁的外層分泌角質或含鈣質的壳，称为虫室(6—1)。虫室上端开口为虫室口，是苔蘚虫伸出或縮入的口。有的苔蘚虫在虫室口上生着口盖，当身体縮入时即將室口关閉；有的苔蘚虫在虫室口的上方生一个突出的小室，为卵器（圖6—2）。还有的时候，在虫室口附近生有鳥头器或鞭器。前者为一鳥头狀空腔，具突出的喙部，好象鳥嘴，由固定的上顎及一片活动的下顎構成；下顎由于內部肌肉的牽引，經常作机械的开合运动，可以攫取游

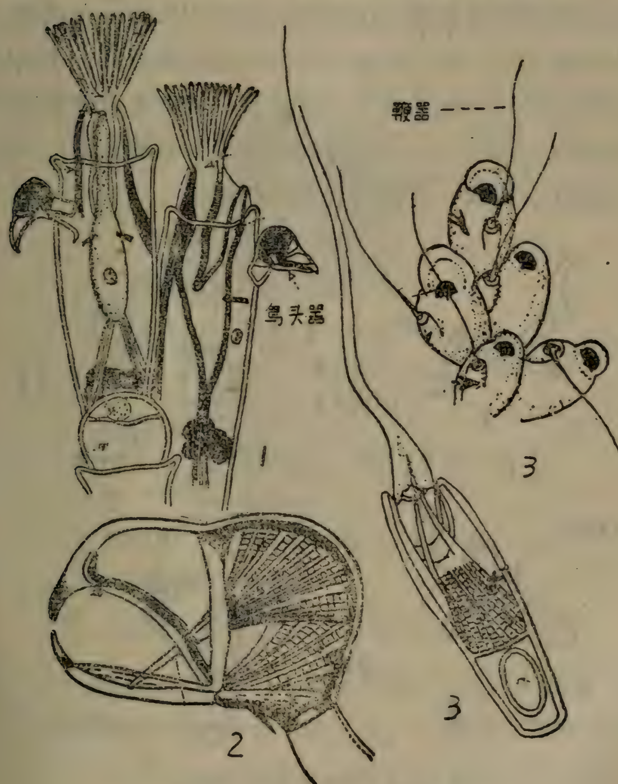


圖 6—3. 苔蘚虫的鳥头器及鞭器

1—*Bugula avicularia*現代；2—*Bugula*的鳥头器；3—*Scrupocellaria*的鞭器

近群体的食物或者嚇退敌人（圖6—3）。后者成長鞭形，由于基部肌肉的牽引，經常擺动，能夠嚇退進攻的敌人。鳥头器和鞭器都是由于分工而特化了的个体。

苔蘚虫兼營有性生殖和无性生殖，大多数都是雌雄同体的。有性生殖所產生的幼虫，經过一段暫短的游泳时期，就固定下來，再經过变态發育成为成虫，成熟后以出芽生殖方式發育成群体。当苔蘚虫的幼虫固定下來以后，便分泌外壳保护身体，就形成虫室。头一个虫室，为原虫室，等到幼虫經过变态發育为成虫便放棄原室，另外分泌一个与原虫室連接的祖虫室。居住在祖虫室中的第一个成虫，以出芽方式生出它的第二代。每一个第二代的苔蘚虫都分泌一个虫室，并且都与祖虫室相連接。如此不断地出芽發展，虫室也愈發展愈多，逐渐形成苔蘚虫复体（圖6—4）。苔蘚虫复体可有各种外形，最常見者有分枝狀、樹叢狀、塊狀、薇衣狀及扇面狀等。



圖 6—4. 苔蘚虫复体的形成

1—*Stomatopora*（环口目）；2—*Prasopora*（变口目）；3—*Fenestella*（隱口目）；4—*Reteporā*（唇口目）（据Shrock及Twenhofel）

苔蘚虫的虫室形狀与軟体符合，常成圓筒狀或囊狀，或因苔蘚虫歲長上移，形成管狀叫做虫管，并由軟体底部分泌横板將虫管隔成多段。横板有时完整，有时中央具孔。在虫管的一边常生弯曲而互相叠复的小板叫做泡沫板。在苔蘚虫硬体中虫室和虫室間常常存在着空隙，形成間隙孔。間隙孔多为不規則的多边形細管。在虫室壁上，尤其是在相鄰虫室的接触角上常具刺孔，呈圓点狀或小圓圈狀（圖6—5）。

复体表面也有一些具分类及鑑定意义的特点，例如虫管之間的間隙孔有时規則的集中成为星紋，有时較大的虫室或虫管分布集中形成突起或凹陷，还有些苔蘚虫的复体表面生有顯著的節疣、小刺或縱稜（圖6—5）。

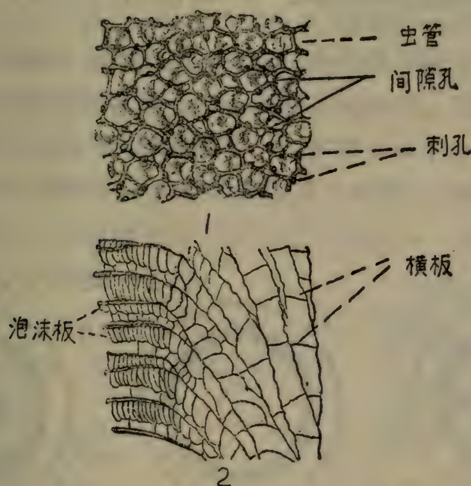


圖 6—5. 苔蘚虫复体的横切面及縱切面

横切面上虫管間的多边形小孔为間隙孔，管壁上的小黑点为刺孔。縱切面上虫管之間的細管为間隙孔，虫管內具横板及泡沫板。

分类及各目特点与化石代表 苔蘚动物根据其軟体及外壳構造特点，分类如下：

第一綱 內肛綱（Entoprocta）肛門位于触手环內，无化石。

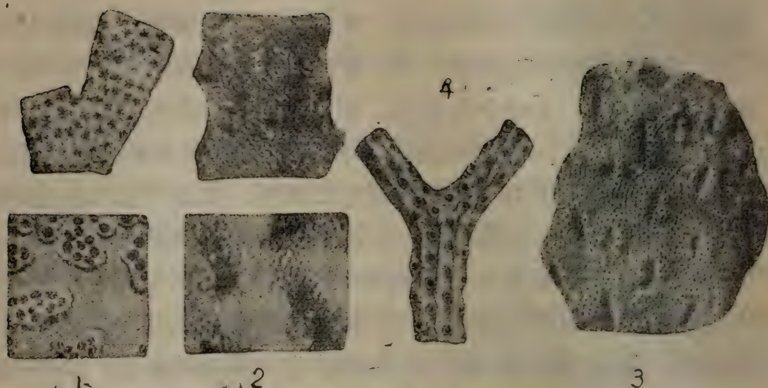


圖 6—6．苔蘚虫复体表面的紋飾

1—星紋*Constellaria florida*奥陶紀；2—突起 *Anomalotoechus* sp.奥陶紀；3—凹陷 *Ceramella casei*泥盆紀；4—縱稜*Thamniscus furcillatus*下石炭紀

第二綱　外肛綱（Ectoprocta）肛門位于触手环之外。又可分兩个超目：护唇超目（Phylactolaemata）全部为淡水苔蘚虫，口的周圍为高起的触冠，触手环呈馬蹄形，不分泌硬壳，因此无化石。裸唇超目（Gymnolaemata）以海生苔蘚虫为主，口的周圍沒有触冠，触手

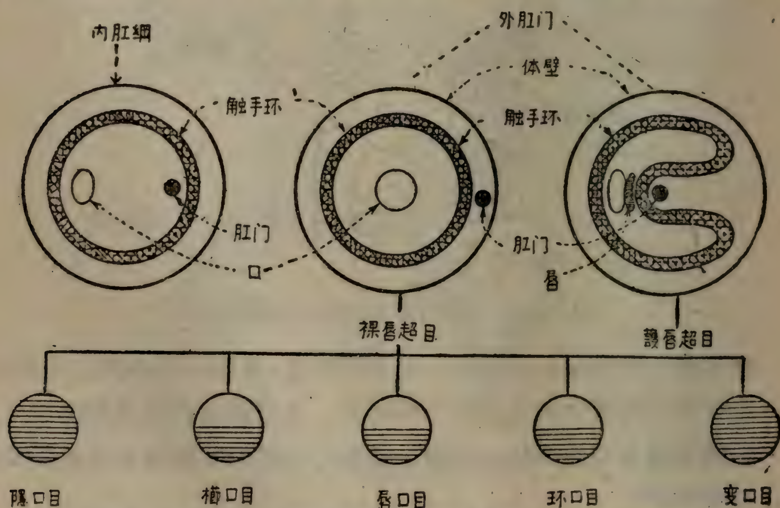


圖 6—7．苔蘚动物門分类圖解（据 Shrock 及 Twenhofel）

环成环狀，能分泌硬壳，因此多保存为化石。裸唇超目又可划分五个目（圖6—7）。

第一目 櫛口目（Ctenostomata）

具角質或膠質硬体，虫室圓管狀或錐狀；口圓形，位于虫室末端且具櫛狀口盖，因而得名。虫室間有間隙孔，虫室中无横板及泡沫板等構造。櫛口目为苔蘚虫中最原始的一目，自奥陶紀开始出現，到現在仍为海洋中相当繁殖的生物；但演化迟慢，变化很少，故地質意义不大，在我國尙未發現此目化石。

第二目 环口目（Cyclostomata）

具有灰質硬体，虫室多呈管狀，有时具有横板，偶有間隙孔；虫室口为圓形或橢圓形，位于虫室末端，沒有口盖。上寒武紀—現代，但在古生代及中生代最为繁盛。

Stomatopora Bronn（錐管苔蘚虫） 复体小（圖6—8），分枝狀或成为規則的綫網狀。虫室近圓管形或長橢圓形，虫室口近末端常小于虫室的圓周。奥陶紀—現代。

Fistulipora M'coy（笛苔蘚虫）复体呈塊狀、分枝狀、蔽衣狀或圓筒狀，虫



圖 6—8. *Stomatopora dichotoma* (Lam.) 侏罗紀，中欧

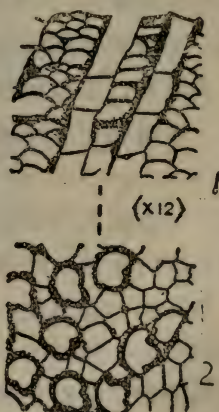


圖 6—9. *Fistulipora foordi* 泥盆紀，北美
1—縱切面；2—横切面

管內具有少数横板，有时甚至沒有横板；相鄰的虫管之間具間隙孔或泡沫狀構造；虫室口上具錐狀突起，其向外凹的部分形成月牙形構造（圖6—9）。奧陶紀—二叠紀。

Meekopora Ulrich（米氏苔蘚虫）（圖 6—10） 复体薄板狀或扁平的分枝狀；成叠合的兩層，虫管自兩層相叠合处相背地向兩側發展；管內常具横板；虫管間以間隙孔相連；具有卵器，常在表面形成圓形突起，上具小孔。志留紀—二叠紀。

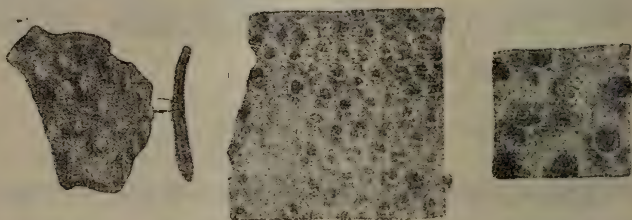


圖 6—10. *Meekopora cainia* Ulrich下石炭紀，北美

第三目 变口目（Trepostomata）

具有灰質硬体，虫管較長，圓管狀或多边柱狀；里面有横板及泡沫狀構造；虫管間多間隙孔，間隙孔內也具横板，有些种屬刺孔發育；虫室口成圓形，多边形或不規則，一般皆无口蓋。复体表面常生突起及凹陷。奧陶紀—二叠紀。

Homotrypa Ulrich（同管苔蘚虫） 复体分枝狀，表面具突起或凹陷，常由較大的虫室集中形成。虫管壁薄，横切面多边形；早期虫管具稀疏的横板，成熟部分具泡沫板，間隙孔少，具刺孔（圖 6—11）。奧陶紀—志留紀。

Hallopora Bassler 复体分枝狀，虫管横切面多边形，但成熟后常变为圓形；横板密集，但在虫管中央部分較稀；具間隙孔，孔中也有横板且很密集（圖6—12）。奧陶紀—泥盆紀。

Orbignyella Ulrich et Bassler 复体形狀不規則，变化甚

多；虫室多边形，內具弯曲的横板，虫室壁很薄，有刺孔，虫室緊相

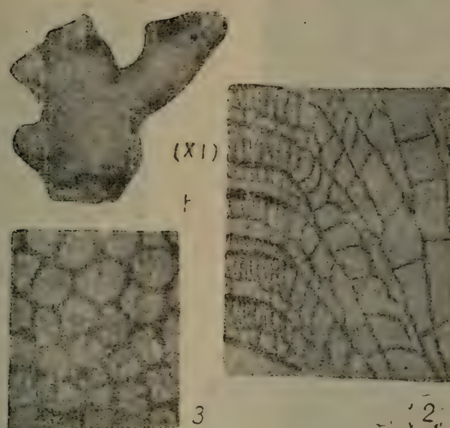


圖 6—11. *Homotrypa subramosa* Ulrich, 中奧陶紀，北美
1—复体外形×1；2—縱切面，放大；3—横切面，放大

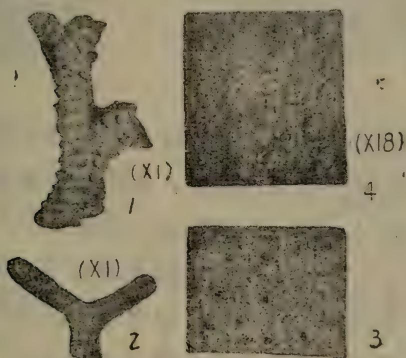


圖 6—12. *Hallopora ramosa* (E. et H.)
1—复体外形上奧陶紀，北美×1；2,4—*Hallopora elegantula Hall*，2—复体外形×1；4—横切面放大，泥盆紀，北美；3—*Hallopora multitabulata* Ulrich 中奧陶紀，北美，×18，虫管口部具中央穿孔的口蓋

鄰接，沒有間隙孔（圖 6—13）。奧陶紀。

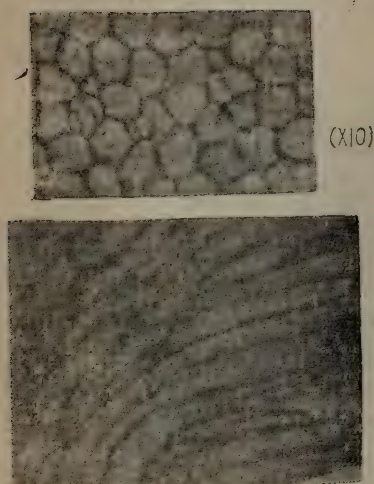


圖 6—13. *Orbignyella mui* yang
中志留紀，四川
1—橫切面；2—縱切面

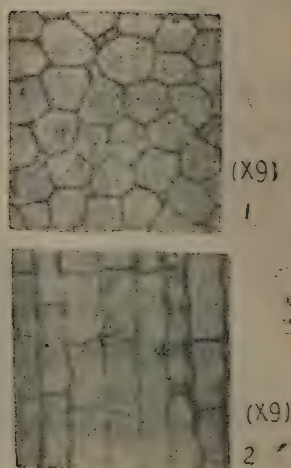
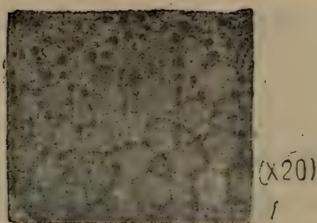


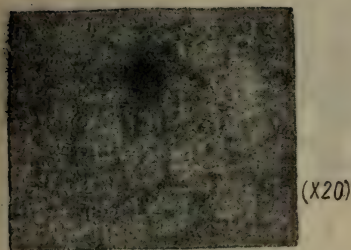
圖 6—14. *Monotrypa magna* Ulrich
中奧陶紀，北美，×9
1—橫切面；2—縱切面

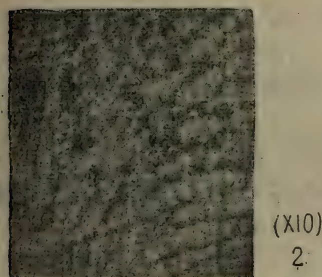
Monotrypa Nicholson　复体球形、半球形或圓盤形；虫管長、橫切面多边形；管壁薄而具小褶皺，管內橫板較稀，无刺孔，間隙孔不發育或極少（圖 6—14）。奧陶紀—泥盆紀。

Sinotabulipora Yang（中國管狀苔蘚虫）　复体圓柱狀，虫管橫切面近多边形，多間隙孔及刺孔；虫管壁中常有黑点排列成行；管內橫板較密，中央具孔为穿孔橫板（圖 6—15）。下石炭紀。

Batostomella Ulrich复体細小，分枝狀，虫管壁厚，虫室口圓形或橢圓形；內部橫板稀少，間隙孔及刺孔密多，間隙孔口近圓形（圖 6—16）。志留紀—二疊紀。







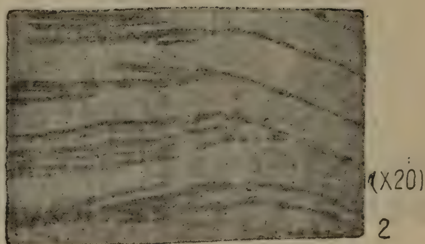


圖 6—15. *Sinotabulipora chaoi* Yang 下石炭紀，湖南
上-橫切面；下-縱切面

圖 6—16. *Batostomella chinensis* Yang 二叠紀，四川
1—橫切面　2—縱切面

第四目　隱口目（Cryptostomata）

具灰質硬体，虫室圓管狀，虫室向外的开口为圓形，但非眞正的虫室口；眞正的虫室口隱藏在內部（圖 6—17），由向外的开口經过短小的管狀通道，才达到眞正的虫室口；生活时可能具几丁質口盖，化石中未見保存。虫室中偶有橫板，无間隙孔及刺孔。上寒武紀—二叠紀。

Fenestella Lonsdale（網格苔蘚虫）　僅一面可見虫室外口，兩

列虫室間常有縱稜隔开，縱稜有时弯曲或生突起（圖 6—18）。志留紀—二叠紀。

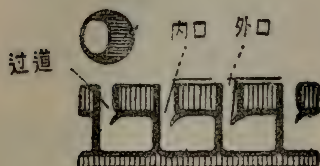


圖 6—17. 隱口目虫室的縱切面；
1—外口；2—表示外口、內口，
以及二者之間的小过道
（据达維塔什維里）

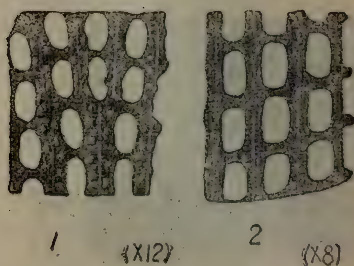


圖 6—18. *Fenestella yabei* Reed
石炭紀，云南西部
1—正面×12；2—反面×8

Polypora McCoy（多管苔蘚虫） 复体与*Fenestella*相象，每一分枝上生 2—8 排虫室，相鄰的兩排虫室間并无縱稜隔开，但有时兩排之間生一列突起（圖 6—19）。志留紀—二叠紀。



圖 6—19. *Polypora incepta* Hall 泥盆紀，北美

Archimedes Owen（亞氏苔蘚虫） 構造似 *Fenestella*，但作螺旋式生長，具堅硬的螺旋狀中軸，中軸部分常單独保存成为化石（圖 6—20）。石炭紀。

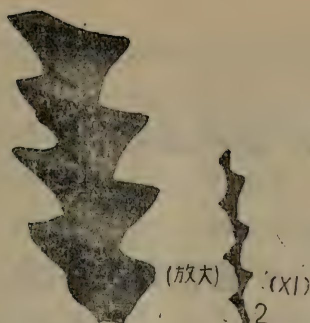


圖 6—20. *Archimedes wortheni* Hall
(1)及*Archimedes terebreformis* ulrich(2); 下石炭紀，北美

第五目 唇口目 (Cheilostomata)

具灰質、角質或膠質硬体，虫室多呈匣狀或囊狀，不成虫管，因而內部不具横板；虫室口收縮，小于虫室的圓周；口部具角質口盖，并常生鞭器或鳥头器。唇口目的化石最早發現于侏罗紀地層，但至白堊紀才大量出現，在現代海洋中仍很繁殖。我國因三叠紀以后的海相地層很少，尙未發現此目化石。

分布及地層学意义 海產苔蘚虫为喜氧动物，分布于淸澈流暢的淺海，常与珊瑚虫生活在一起。但苔蘚虫能夠适应于各种溫度。因而分布要比珊瑚虫广，在珊瑚虫不能生存的較冷的海水中也有苔蘚虫存在。苔蘚动物开始大量出現于下奥陶紀，北美方面有極少数上寒武紀的化石記錄。奥陶紀初期，有化石的五个目(环口目、变口目、櫛口目、隱口目、唇口目)中已有四目(上述前四目)的代表出現，直到二叠紀为苔蘚动物極盛时代。至二叠紀末，变口目与隱口目滅絕。侏罗紀末期唇口目兴起，与环口，櫛口兩目一同延續到現在。苔蘚虫的地理分布旣广，在地質歷史中演化也比較迅速，变化較多，对鑑定地層时代有相当大的价値。又因形体微小，保存为微体化石，特别是在应用鑽探研究地下地質时，其他化石过于破碎无法鑑定，选擇很小一塊苔蘚虫碎片，其中可能包含許多完整的个体，便可以相当准确地鑑定地層时代。

第七章　腕足动物門 (Brachiopoda)

一般性質及特征

腕足类是具有体腔的、不分節而兩側对称的海生动物。体外被着大小不等的兩瓣壳，壳質屬几丁磷灰質或灰質。壳后端多有小孔，叫莖孔，肉莖自此穿出。肉莖長短粗細不一，用以附着海底岩石或其他物体上，少数可在泥沙底中鑽孔，还有少数代表缺少肉莖而直接將壳喙固着的(圖 7—1)。利用肉莖或壳附着的瓣一般是較大的，叫做腹瓣；和它相对的一瓣是比較小些，叫背瓣。关于兩瓣的啓閉、少数



圖 7—1. 腕足类各种附着方式

僅賴肌肉，不需牙齒与齒槽（无鉸腕足类或称无关節腕足类），但多数利用牙齒、齒槽与肌肉（具鉸腕足类或称有关節腕足类）。

壳的定向 观察腕足类时，通常把壳喙（莖孔一端）定为后方，相对的一面，即壳質增長較速的边緣，定为前方（圖7—2）。兩瓣在后方鉸合，故鉸合处叫鉸合綫；这条綫的兩端叫基端，或圓，或方，或成銳角，有时伸展如翼，或成長刺。兩瓣在側方及前方接合处分別称側緣及前緣。前緣或直或曲一彎向腹方或背方。

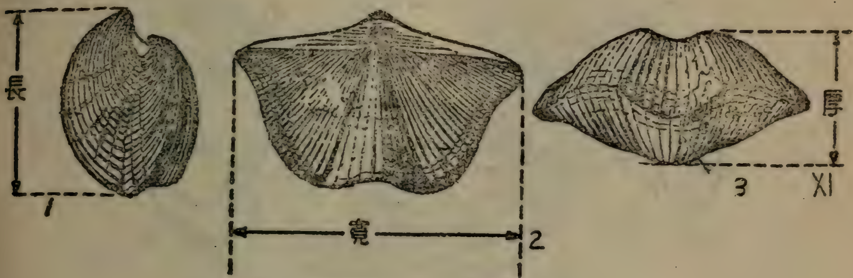


圖 7—2. 腕足类的定向

腕足类的長度是从壳喙到前緣中間的距离；它的寬度是直交于長度的最大水平距离；它的厚度是垂直于長、寬的兩瓣最大距离。关于外壳圖解，一般是把腹瓣放在下方而背瓣在上，并且把前端指向圖面下端；通常在厚度方向上容易指出腹方或背方，在長度上容易定出前方或后方（圖7—2）。

身体解剖 腕足动物軟体居兩瓣間空腔內，它的最外部是兩片外套膜，套膜內空間被横隔膜划分为前大、后小的二个腔（圖7—3）。前面的叫腕腔，因卷曲腕（纖毛环）所在而得名。纖毛环一对分列口旁，当壳开啓时，海水進入腕腔，賴纖毛顫动，引導食物沿水溝進入口中（圖7—3,4）。腕腔套膜中有时还可見后方內臟腔向前延伸的分枝（膜脉），其中大半为生殖腺所占据。由于套膜分泌壳質，因而膜的形狀和特殊結構都反映在壳上。后面的內臟腔包藏消化器官（口、



圖 7—3. 現代腕足类 *Magellania lenticularis* 的解剖

1—外壳背面；2—外壳側面；3—去壳后軟体結構；4—沿对称面所作切面示內部構造

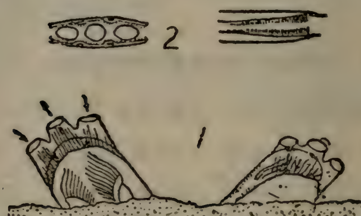


圖 7—4. 鑽孔腕足类前方水流之進出

1—外套膜前緣連成三个小管，以促水的進出；2—前緣小管横切；3—小管縱切

食道、胃、腸)、肌肉、心、肝、腎、生殖腺等內臟,部分腕足类的內臟向前分出,如上述。

腕足类是雌雄異体的动物,少數代表的生殖腺僅位于內藏腔,但較多数延伸至腕腔的膜脉中。

腕足类軟体如肌肉、生殖器、膜脉等都留有印痕在壳的內面,这些对于科和屬的分类具有重要意义(圖 7—5)。

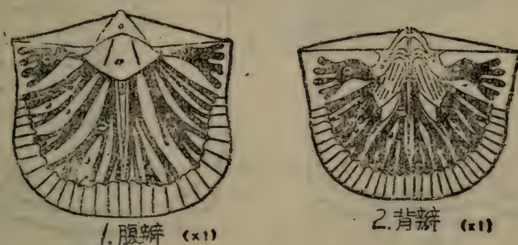


圖 7—5。*Estlanda marginata*的膜脉印痕(黑色)和肌肉(中間斜綫)1—腹瓣;2—背瓣

肌肉系統 腕足类肌肉司壳的啓閉作用并調節肉莖的進退。无鉸腕足类的肌肉構造比較复雜,以現代*Lingula*(舌形貝)为例,共有开肌、閉肌、側动肌和伸縮肌等共五对半,見表 1 及圖 7—6。

无鉸腕足类的肌肉構造和作用　　表1

圖中代号	肌肉数目	名　　称	作　　用
1	1	开　　肌	肌肉膨脹使壳开
2	2	閉　　肌	肌肉收縮使壳閉
3	2	側　动　肌	使壳左右移动
4	2		
5	2	前后伸縮肌	使壳前后移动
6	2		

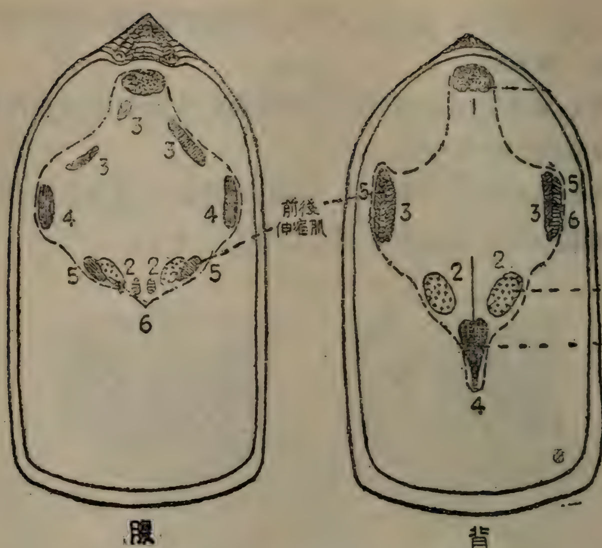


圖 7—6．无鉸腕足类的肌肉系統

具鉸腕足类，以現代 *Magellania*（海杓貝）为例，（圖 7—7）有肌肉五对半。由于鉸合作用，兩瓣不作左右或前后的移动，就沒有側动肌和前后伸縮肌，見表 2。

具鉸腕足类的肌肉構造和作用　　　　表 2

名　　称	数　目	作　　　用
閉　　肌	2	开肌松弛时，閉肌收縮使壳閉合；反之，閉肌伸張而壳开
主　开　肌	2	肌肉收縮而壳开
副　开　肌	2	
腹 調 整 肌	2	調節肉莖的進退
背 調 整 肌	2	
單腹調整肌	1	

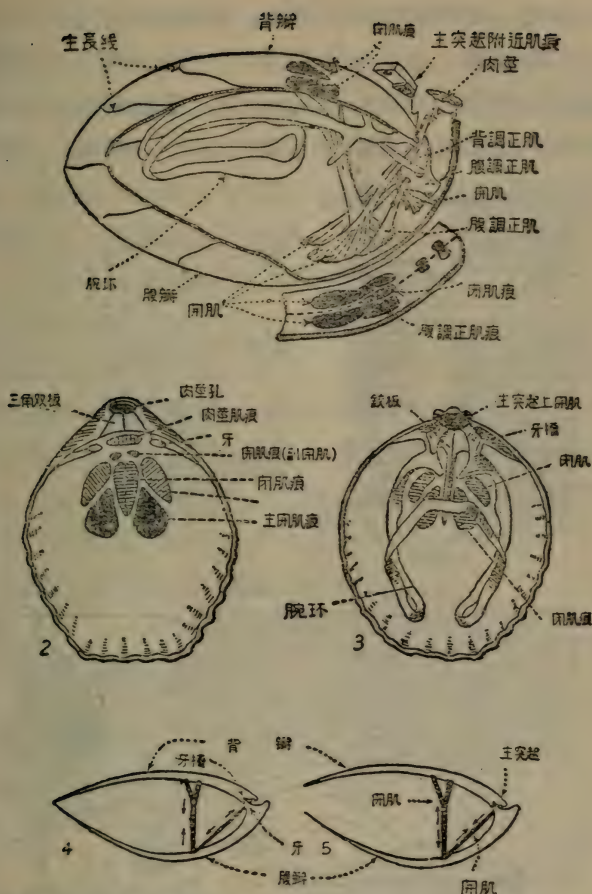


圖 7—7. 現代具鉸腕足类*Magellania flavescens*的肌肉系統

1—壳的一大半，十字綫示肌肉印痕位置（背瓣肌痕示意）；

2—腹瓣內部；3—背瓣內部；4，5—开肌、閉肌伸縮与兩瓣开閉的关系

壳內后部的五个肉莖調整肌遺留五个肌肉印痕（背2，腹3）。主副开肌共兩对，司壳的开啓，一端附着腹壳內面；主肌印痕往往保存在化石上，但副肌印痕不常見；开肌他端附着背瓣的主突起上。当开肌收縮，拉动背瓣时，主突起沿腹方轉动而閉肌伸長，使壳的前端

开啓。但当开肌与閉肌都停止作用时，兩瓣即行閉合。

壳的成分和結構 腕足类外壳的成分大体上可分为兩种：（1）几丁磷灰質壳，例如舌形貝（*Lingula*），它的表層是有肌質薄膜狀的角質層，而內部是几丁質和磷灰質的互層（圖7—8_1，8_2）；（2）

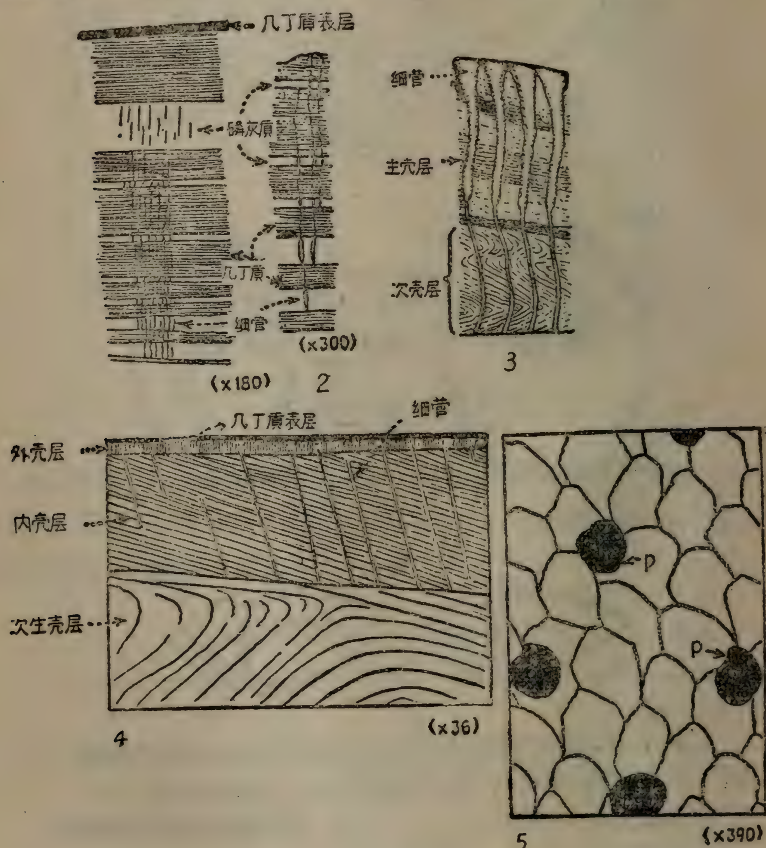


圖 7—8. 腕足类壳的細微結構

1、2—*Lingula murphiana*壳的横切面；3—*Magellania australis* 壳的一小部横切面，示片狀外層的喇叭狀細管；4—*Laqueus californicus* 腹壳縱切，右边为壳前方；5—*Laqueus californicus*背瓣弦切，示壳質紋理

灰質壳，例如現代的 *Laqueus*，除了薄的角質層外，全部几乎是碳酸鈣（98%以上）（圖7—8）。

几丁磷灰質壳的結構又可分成兩种类型：一种是磷灰質均匀地分散于几丁質中，如 *Discinisca*；另一种是几丁質和磷灰層交互成層，如舌形貝。灰質壳的結構比較复雜，一般为三層不同物質所組成：（1）表層—是一層薄的有肌質層，容易破坏，因之化石上往往沒有保存；（2）灰質外層—由平行排列的細纖維狀薄片組成，沿壳緣生長，决定壳形和壳飾；（3）灰質內層—由較粗的柱狀層組成，与外層斜交；这是外套膜全面分泌的結果，可將外層起伏不平之处填平。柱狀層横切面呈鱗片狀，有时可为辨别不同种之用。

腕足类外壳多半屬纖維狀，但不少具有細微管孔，叫細孔壳，例如現代的 *Laqueus*（圖7—8）。这些細管是从外套膜伸出的盲管。根据細管（孔）的有无，腕足类外壳可分为三类：

（1）細孔壳—外壳的內層具有細管（圖7—9）。

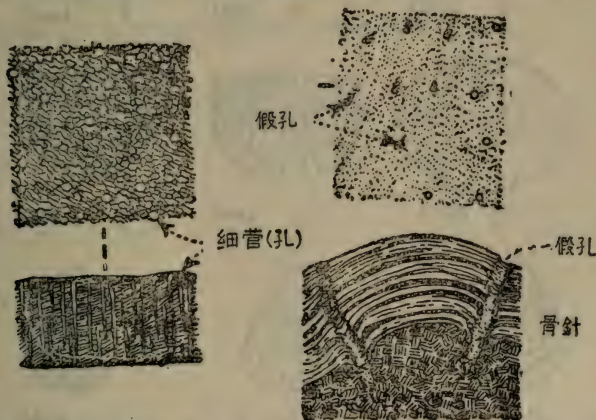


圖 7—9. 細孔壳（左）及假孔壳（右），上—横切；下—縱切

（2）无孔壳—即一般致密纖維狀的外壳，占最多数。

（3）假孔壳—內層分散着灰質骨針，壳質圍繞骨針，形成尖

錐。当外層磨損后，骨針尖錐在壳面遺留凹孔，易誤为細孔，因此叫假孔壳，例如 *Rafinesquina* 及 *Juresania*（圖7—9）。

壳的外形和構造 腕足类的外壳是从胚壳（原壳）开始，然后由外套膜逐渐分泌壳質而成。胚壳很小，一般的直徑在0.05—0.60毫米之間，屬无孔的角質，但它在个体發育过程中經过鈣化，很少保存原

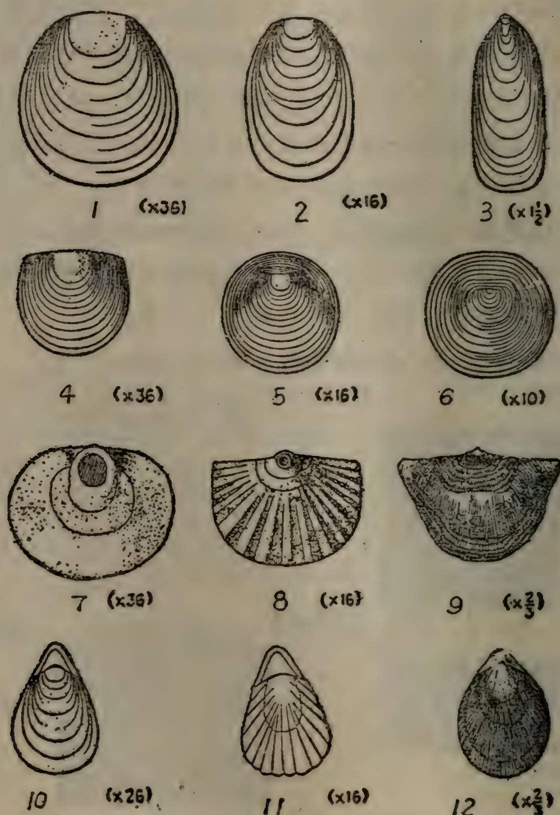


圖7—10 A. 外壳生長过程中壳形的变化

1, 2, 3—*Glottidia albida* 1—幼期，細点示原壳(胚壳)；2—幼期稍后；3—成長期。4,5,6—*Orbiculoidea minuta*(新孔目)；4—幼期、細点示原壳；5—幼期稍后；6—成年期。7,8,9—*Leptaena rhomboidalis* (前孔目)，7—幼期；8—半成年期；9—成長期。10,11,12—*Terebratulina septentrionalis*（終孔目）10—幼期；11—半成年期；12—成年期

來性質。它的形狀和輪廓不能决定成長壳体的外形（圖7—10）；恰恰相反，壳在成長过程，由于新壳質在壳緣不同部分的分泌速度不一，可以呈現新的特点。壳的外形决定于壳緣各部增加的速度和方向。壳質可沿原壳的四周增長，如某些无鉸腕足类，終于形成圓形或橢圓形。如果壳質僅沿兩側及前緣均匀地增長，則成長壳的輪廓和原壳的一样；不过有时側緣的增長或大于前緣或小于前緣，則分别成为横闊形或舌形。有时除側、前方增大外，后緣沿着与本身成一定角度的方向增長，这样使腹瓣的后方形成一小三角面叫假基面。

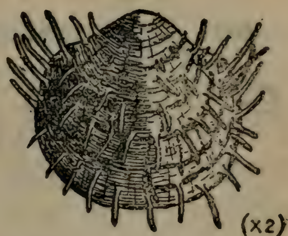


圖7—10Б．長身貝壳刺

腕足类外壳兩瓣各为左右对称，但大小不一，形狀各異，而腹瓣常略大于背瓣。当描述兩瓣輪廓时，須先提背瓣，后提腹瓣。无鉸腕足类壳的側影或呈平錐狀，即背瓣平而腹瓣成錐狀；或呈薄凸鏡狀，即背腹瓣均略凸。具鉸腕足类兩瓣凸度更多变化（圖7—11）；有双

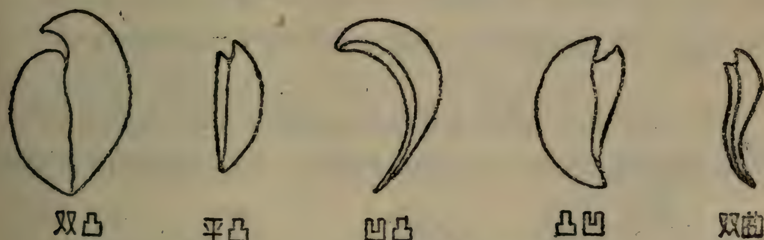


圖7—11．腕足类的側方壳形

凸型、平凸（即背平腹凸）、凹凸型（即背凹腹凸）、凸凹型（即背凸腹凹）、双曲型（即幼年与老年易型，如早期为凹凸而后期为凸凹）。

腕足类后方莖孔附近的構造相当复雜，是分类重要根据之一。兩瓣鉸合处叫基綫（鉸合綫），这綫或直或弯，長短不一（圖7—12，

13）。基綫兩側常有小板，板面或平或曲；腹瓣上的称腹基板，在背瓣上的称背基板。基板中央有一个三角孔，是肉莖外伸之处，叫三角孔。背基面有时也有三角孔，叫背三角孔。



圖7—12．腕足类壳的結構特点

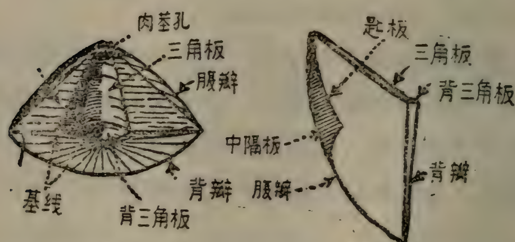


圖7—13．腕足类*Vellamo* Öpik 的后方（右）及縱切面（左）

三角孔經常部分地或全部被复盖，复盖物的形成有兩种方式：第一种是以莖孔前方長出一个平的或凸形板，盖住三角孔的大部分或全

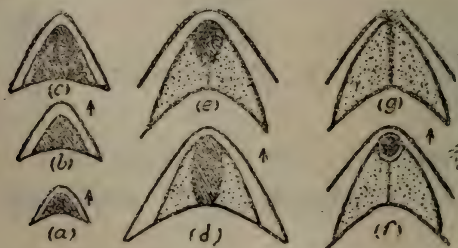


圖7—14．穿孔貝个体發生史中莖孔位置的变化及三角双板的發育

部；这是由肉莖分泌，在幼壳階段已經存在，叫三角板（假窗板）；在背瓣上的叫背三角板。第二种是肉莖前方，有兩塊三角板，自三角孔兩側，向中心生長，逐漸閉合，这是由外套膜分泌而成，与三角板的成因不同，叫三角双板（圖 7—14）。

壳面裝飾（壳飾） 壳面花紋可分同心狀和放射狀兩类。沿幼壳的前緣及側緣增長而代表生長停頓迟滞階段的生長紋、綫、又叫同心紋、綫（圖 7—10A）——細微的叫紋，粗強的叫綫；更粗时，叫同心層，如有顯著的起伏，則名同心褶（圖7—10A）。自壳喙附近向側緣及前緣放射的，叫放射狀壳飾；依粗細的程度而命名；如壳飾粗強，影响及壳面內部时，叫放射褶（圖7—10A）；如僅見于壳面外部而內部平滑时，叫放射綫；特别細小分叉多次时，叫放射紋。綫紋的排列和組合疏密不一，繁簡不同，或分枝或穿插或呈束狀。放射綫条的起伏代表外套膜前緣的褶皺情况。同心紋綫与放射紋綫可相交成方格狀或網狀；相交处有时發生壳刺或瘤粒（圖 7—10B）。壳飾的类型及組合是种屬的分类根据之一。

兩瓣在前緣閉合之綫叫前緣綫。前緣綫有的略近平直，有的凹入在腹瓣成一中槽，而在背瓣則成一中褶，中槽及中褶中仍可有次級褶、槽或其他放射綫。总之，前緣綫曲直变化很多。

腕足类壳瓣，尤其是背瓣的內部特点，对于划定較大分类單位，如目，極为重要，必須加以注意。

腹瓣內部構造 三角孔兩側与基板相交处有一双板与基板約相垂直，叫牙板（圖 7—15）；牙板前緣与鉸合綫相交突起处叫牙。牙板有时与壳底連合，但也有懸空的。它的前緣大半是向前傾斜的，但也有的近于直立，有的反向后傾。牙板之間是肌肉及肉莖附着处，遺有肌肉印痕（見前）；其中有

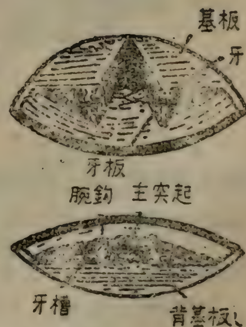


圖 7—15. *Clitambonites* Pander 示基板附近構造

时具長短不一的一个中隔板。有时兩牙板向壳底延伸以至匯合，形成一个匙形構造，叫匙板（圖 7 —12）。匙板下面可由一个單板或2—3板支持时，这些支板也可以叫中隔板。壳內除肌肉印痕外，还有膜脉管痕和生殖腺痕（圖 7 — 5 ）。

背瓣的內部構造 背瓣內部最重要的構造都位于后方背三角孔附近，合称主基，包括牙槽、腕支板、鉸板及主突起等。在背鉸合綫上与腹瓣的牙相对的構造是一对牙槽。牙槽內緣有板，或平或凹。叫鉸板。中央部分有明顯的突起，一般呈圓形，有时分叉，叫主突起，是背瓣开肌附着处（圖 7 — 7 ，12，15 ）。主突起發育程度对于超科的分类具有相当重要的位置。

背瓣內部更重要的構造是卷曲腕（纖毛环）的支持構造，共有三种：即腕基、腕鈎（腕棒）和腕骨。腕基是一个簡單粗短的棍狀物，位于兩个牙槽以內的鉸板上（圖 7 —16）。腕鈎是細長弯曲的鈎狀物，位于主基前方（圖 7 —17）。以上兩种構造，腕基和腕鈎，僅为

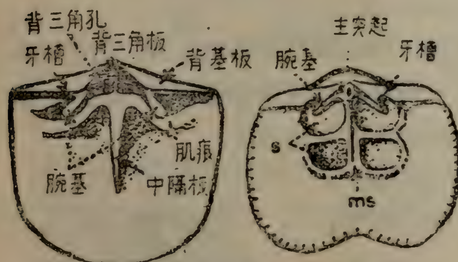


圖 7 —16. 腕足类背瓣的腕基

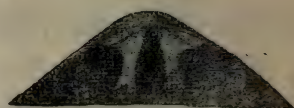


圖 7 —17. 腕足类背瓣的腕鈎

懸掛卷曲腕之用。腕骨却是眞正支持卷曲腕的構造，由腕帶組成，可分环狀及旋狀兩种。环狀腕骨（腕环）簡單时，二下垂腕帶僅由橫帶或环相連（圖 7 —18）；复雜时，腕帶前方又可轉为上卷，形成双層环，下層有时空懸，有时附着于背中隔板上（圖 7 —19）。旋狀腕骨（腕旋）最为复雜，旋卷的腕帶成空錐狀，旋向不同，有由中間旋向兩側的，有由兩側旋向中間的，更有由腹方旋向背方的。腕旋的中間

圖 7—18. 腕足类背瓣的简單腕环



圖 7—19. 腕足类背瓣的复雜腕环



圖 7—20. 腕足类背瓣的腕旋

1—无洞貝型；2，3—盤骨貝型；4，5— 石燕型

下垂部分常有鎖骨（腕鎖）相連（圖 7—20）。

在腕足类个体發生中有时可見腕骨类型的演化，例如 *Zygospira recurvirostra* 的个体在幼年期时腕鈎向前延伸，在前方融合，成簡單的环狀（圖 7—21）。这个階級的腕骨与泥盆紀时 *Centronella* 的成年腕骨相似，叫 *Centronella* 期。其后腕骨的兩側部向前伸長，原來前部环狀帶变为相連的横帶，即成鎖骨。前伸的兩支再向上卷起而成螺旋狀，即 *Zygospira* 型。如腕骨向外旋卷，則成 *Retzia*。根据重演律的原則，*Zygospira recurvirostra* 个体發生中可見腕骨由鈎狀变为环狀，再变为旋狀，这就代表腕足类演化中腕骨由簡而繁的几个階段，也可見腕骨構造类型对于作为分类根据之一的重要性。

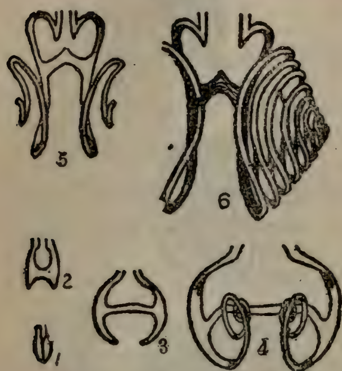


圖 7—21. *Zygospira recurvirostra*（4）及 *Retzia evax*（5，6）的腕骨类型的演化
1—3 *Centronella* 期；4—*Zygospira* 成長型；5—*Retzia* 幼年个体（2.5 mm 長）的腕骨；6—*Retzia* 成長型

分　类

根据壳質的成分、鉸合关系和胚壳的發生情况，腕足类可分为二綱，即无鉸綱和具鉸綱。

无鉸綱（Inarticulata）　兩瓣之間无鉸合構造（牙及牙槽），基本上借肌肉相連結。壳質絕大部分是几丁質和磷灰質，極少数是灰質。在幼虫發育中，肉莖先發生于兩壳瓣內，后由腹部伸出壳外，因之，本綱也叫腹莖綱（Gastrocaulia）。內臟具有肛門。

具鉸綱（Articulata）　兩瓣后方基緣上具鉸合構造（牙及牙槽等）。壳質全是灰質。在幼虫發育中肉莖由胚壳尾節生出，故本綱也叫尾莖綱（Pygocaulia）。現代代表中未見肛門。

根据壳的內部構造和壳形等变化，无鉸綱又分无孔目及新孔目；具鉸綱又分古孔目、前孔目及終孔目，共五目，分述如次：

无孔目（Atremata） 肉莖芽出于兩瓣之間，无三角孔，但肉莖附着于腹瓣之处成一明顯的莖溝；壳体生長方式主要是向前方和側方；壳質是几丁質和磷灰質。下寒武紀至現代（圖 7—22）。

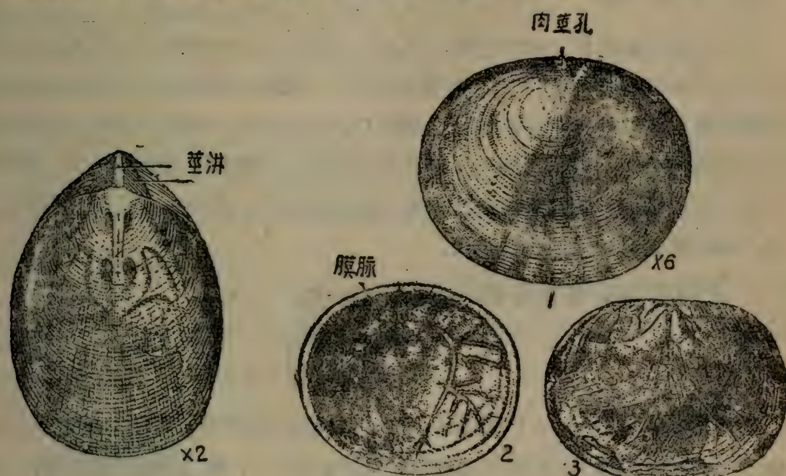


圖 7—22. *Lingulella davisi* McCoy 腹瓣內膜，×2，上寒武紀

圖 7—23. *Acrothele coriacea* Linnarson 1—腹瓣頂視；2—腹瓣內部；3—背瓣內膜，中寒武紀

新孔目（Neotremata） 肉莖孔限于腹瓣頂端附近，完全被腹瓣包圍，这是由于壳体向四周均匀分泌的結果。壳是几丁質和磷灰質組成的。下寒武紀至現代（圖 7—23）。

古孔目（Palaeotremata） 具有極原始簡單的鉸合構造（假基面及假三角孔）；壳屬灰質。僅有兩屬見于下寒武紀（圖 7—24）。

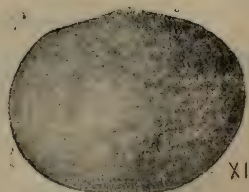


圖 7—24. *Rustella edisoni*

前孔目（Protremata） 兩瓣基面顯著，各有三角孔，腹背三角板或有或无；有

的具匙板、中隔板；僅有腕基是卷曲腕的支柱；壳屬灰質壳（圖7—12）。

終孔目（Telotremata） 腹瓣三角孔常为三角双板掩盖，但有时缺；背瓣內部具腕鈎、或腕环、腕螺等；壳屬灰質（圖7—14，17，18，19，20）。

以上五目是旧日一般的分类，但事实上前孔目中曾經發現三角双板而終孔目中个别代表則有三角板，此外还在前孔目的一个屬中發見腕环。这些都說明前孔目与終孔目不能够截然分开，因此北美的G.A. Cooper主張取消这兩目而根据壳体細孔的性質分为：細孔具鉸类、无細孔具鉸类、与假細孔具鉸类三类。欧洲Jean Roger 則根据三角板与壳体細孔分为：細孔前孔目、无細孔前孔目、假細孔前孔目、細孔終孔目和无細孔終孔目。

本篇暫照旧分类介紹一些代表如次：

无 孔 目

Obolus Eichwald（圓貨貝） 壳体肉莖附着处加厚并有条紋，腹肉莖溝明顯；生态可能类似現代的 *Lingula*，終生营固着生活；兩瓣相似且大小相等，輪廓圓或長圓，微凸，同心綫及細放射綫顯著。寒武紀—奥陶紀。

Lingulella Salter（似舌形貝） 舌形輪廓，兩瓣約相等，腹喙鈍尖，肉莖溝顯著；背瓣內喙加厚；具細同心綫；种多，但地層价值不大。下寒武紀—下奥陶紀（圖7—22）。

Lingula Bruguiere（舌形貝） 壳長卵形或舌形，壳質薄。具有粗大肉莖，鑽孔生活。奥陶紀—現代（圖7—6）。

新 孔 目

Acrothele Linnarsson（頂孔貝） 壳几丁質；圓形；腹瓣平錐狀；莖孔靠近后方；背瓣緩凸；喙小，近壳緣；同心綫壳飾为主，有时腹壳面具低平放射紋。中寒武紀（圖7—23）。

Crania Retzius（髑髏貝） 壳灰質，輪廓近圓或橢圓形；成年壳肉莖失去作用，故无莖孔，以腹瓣附着其他腕足类壳面或其他物体上。志留紀—現代。不重要。

古 孔 目

Rustella Walcott（路斯特貝） 壳灰質，圓形，側面似凸鏡体；壳飾僅有同心綫及同心褶；肉莖溝極不發育。下寒武紀（圖7—24）。

前 孔 目

正形貝超科 无細孔壳；鉸合綫長；腹、背基面均顯著；主突起一般發育良好，但不分叉；少数屬具有三角板及背三角板；假匙板常見，但眞匙板罕見；一般有放射紋或放射綫或放射褶。寒武紀初出現，極盛于奥陶紀，滅絕于泥盆紀。下寒武紀—中泥盆紀。

Billingsella Hall et Clarke 双凸，四方形至橢圓形；具放射綫；背瓣有中槽腹瓣基面寬广，三角孔盖着三角板，牙壯大，膜痕顯著；背瓣內有原始腕柱，短中隔脊及背三角板。上寒武紀（圖7—25）。



圖7—25. *Billingsella pepina* Hall
1—腹瓣內部；2—背瓣內部，
上寒武紀，×2



圖7—26. *Eoorthis remnicha* Winchell
1—腹瓣基面；2—同上外視；3—同上側視；
4—背瓣內部，上寒武紀，×1.5

Eoorthis Walcott（古正形貝） 輪廓近方或半圓形；鉸合綫直；基端闊方；腹瓣平錐狀，基面高大；背瓣微凸；腹背三角孔开闊；腹瓣內具短牙及發育后傾的牙板；背瓣內有小牙槽和細弱的主突起；壳飾是分叉的放射綫紋相間叠。上寒

武紀（圖 7—26）。

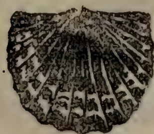


圖 7—27. *Orthis calligramma* 奧陶紀，×1

Orthis Dalman （正形貝） 輪廓半圓或近方；兩瓣平凸型；腹喙高聳而彎曲；腹、背三角孔都露出，沒有三角板；牙及牙板均強大；主基密集；腕基短且簡單；主突起刃狀，很發育；壳飾是粗大圓形不分叉的放射綫，綫上另有細紋。下—中奧陶紀（圖 7—27，28）。

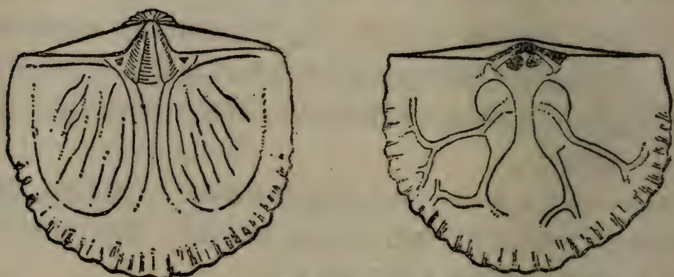


圖 7—28. *Orthis*（左）腹瓣內部；（右）背瓣內部，示膜脉

共凸貝超科 壳双凸型，一般光滑，腹瓣的中槽和背瓣中褶均極發育；三角孔洞开；腹瓣內部常具匙板；中脉管痕外展；背瓣內多数沒有主突起；肌肉不被腕肌支板所包圍。中寒武紀—下奧陶紀。

Yangtzeella Kolarova（揚子貝） 壳橫方形；鉸合綫直，略短于壳寬；基端濶圓；兩瓣双凸型，背瓣凸度略強；前緣弯向背方，腹中槽及背中褶顯著；腹基面高于背基面；喙小，微弯；三角孔洞开；牙



圖 7—29. *Yangtzeella poloi* Martelli

左—背視；中—側視；右—后視

板低，構成匙板；牙槽深，腕基鈍突，支板弯曲，底部相遇，因而形成一背匙板；无主突起；背匙板前有兩个分离鉸板，上有閉肌痕；板上各具有一高強支板，將壳內分成三个相等的空腔；各腔內尙有低板数个；壳面大体平滑，僅前部有少数同心綫。中奧陶紀（圖7-29）。

德姆貝超科 細孔壳，壳輪廓近圓或橢圓，平凸或双凸型，似正形貝类；背瓣內具腕肌及分叉双叶狀小主突起。下奧陶紀—二叠紀。

Dalmanella Hall et Clarke（德姆貝） 壳小至中等大小，輪廓圓，双凸，腹瓣尤凸；腹肌痕面心狀；背瓣內中隔脊顯著，腕基和它連接，瘦長形；主突起叶狀；放射綫密。下志留紀（圖7-30）。

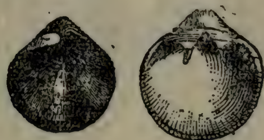


圖 7—30. *Dalmanella elegautula*（Dalman）
志留紀，瑞典哥特蘭

Schizophoria King（裂貝） 長圓形；鉸合綫短于壳寬，基端圓；平凸型或双曲型，背瓣凸出特甚；前緣直或弯向背方；牙壯大，牙板粗高；肌痕面双叶狀；中隔板低；背瓣內主基粗大；腕基直立，远隔，前延作低板圍繞肌痕面；主突起大，莖短、頂粗；閉肌痕方形；放射綫發育。志留紀—二叠紀（圖7-31）。

扭月貝超科 壳具假細孔，半圓形，基綫直長，側面多数屬凹凸形，少数双曲型；壳內无匙板；腹背三角孔常复有三角板；多数具粗大主突起；莖孔小，位腹瓣頂端；背瓣內腕基短；壳飾以放射綫、褶为主，有时具同心綫、褶。

Rafinesquina Hall et Clarke（拉氏貝） 壳大，有粗假孔；凹凸型或平凸型；莖孔位頂部；基面發育良好；三角板上凸；腹瓣內部具大扇狀肌肉印痕，背瓣內具双叉主突起和短中脊；粗細放射綫相間排列。中—上奧陶紀（圖7-32）。



圖 7—31. *Schizophoria striatula* Schlotheim

1—側視; 2—腹視; 3—背殼內部; 4—腹殼內部

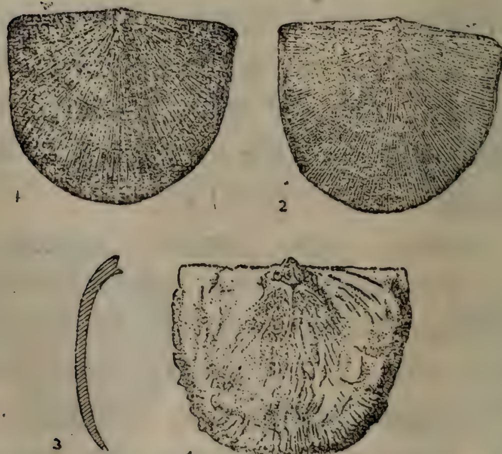


圖 7—32. *Rafinesquina trentonensis* Conrad

1—腹視; 2—背視; 3—側視; 4—背內部，奧陶紀，×7/10

Stropheodonta Hall（鋸齒貝） 壳形与壳飾和*Rafinesquina*相似，但鉸合綫有鋸齒。泥盆紀（圖 7－33）。

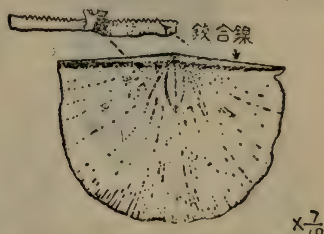


圖 7—33．*Stropheodonta* sp．
泥盆紀

Strophomena Blainville（扭月貝） 壳質及內部構造如 *Rafinesquina*，但壳側面屬凹凸或双曲型。中上奧陶紀（圖7-34）。

Meekella white et st. John（米克氏貝） 壳大；鉸合綫短；腹瓣形狀不

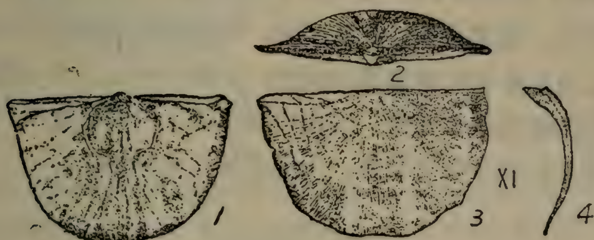


圖 7—34．*Strophomena* sp．奧陶紀
1—腹瓣內視；2—后視；3—背瓣內視；4—側視

定，常具高基面，及歪曲的喙部；腹瓣內有兩个薄而高大的牙板；背瓣內具分叉主突起，被外展的高大支板支住；壳飾有粗放射褶及細密放射紋。中石炭紀—二叠紀（圖7-35）。

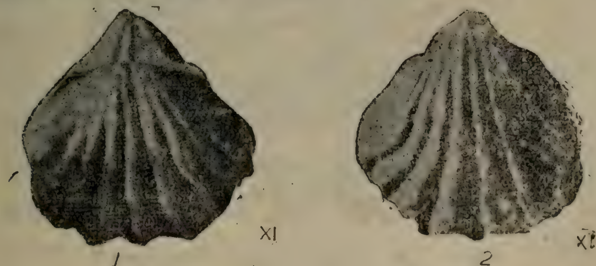


圖 7—35．

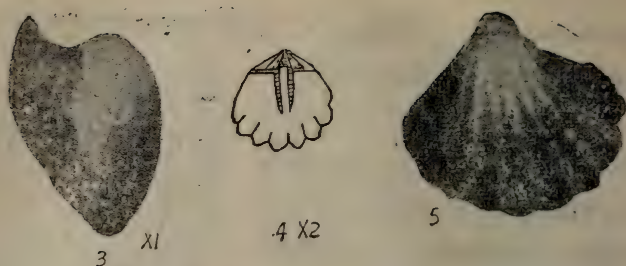


圖 7—35. *Meekella triatocostata* (Cox)

1—背視；2—腹視；3—側視；4—腹瓣內部圖解；5—壳飾（示放射褶及細紋）

Leptodus Kayser（＝*Lyttonia* Waagen）（蕉叶貝） 壳体牡蠣狀，附着生活；輪廓長卵形；无壳飾；腹瓣基面矮而厚；中隔脊縱貫壳內全長，兩側各有許多橫溝及橫脊；背瓣特殊化，具一狹長而厚的中隔脊，脊的兩側分成橫板，复盖腹瓣橫溝上；橫板寬平，具鈍脊，前后緣均直立；主突起不發育。上二叠紀（圖7-36）。

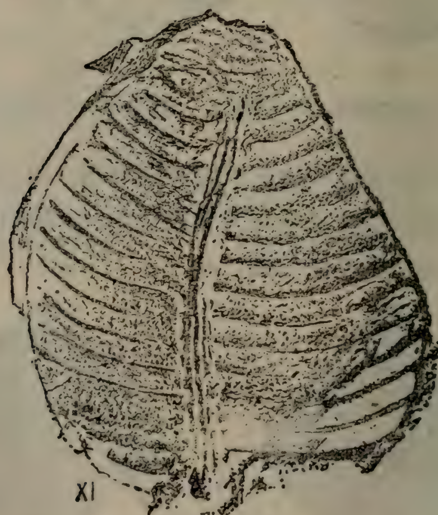


圖 7—36. *Leptodus nobilis* (Waagen)

Oldhamina Waagen（俄哈姆貝） 外形与外部隔脊、横溝近似蕉叶貝，但有几点不同：（1）牙顯著；（2）主突起叶狀；（3）背瓣內横板薄，具銳脊，板頂面向前傾。

上二叠紀（圖7–37，38）。

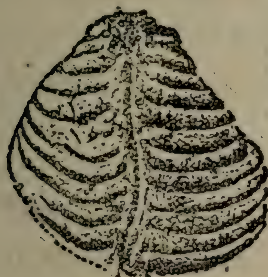


圖 7—37. *Oldhamina* sp.

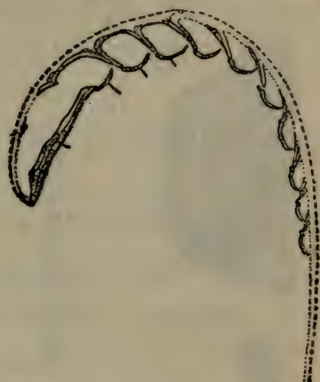


圖 7—38. *Oldhamina decipiens* de Koninck 縱切面

長身貝超科兩瓣間体腔狹；基面不甚顯著；鉸合綫上或壳面具長短不一的壳刺，作为附着于海底之用；壳刺的大小、排列，是划分各屬根据之一。中泥盆紀一二叠紀。

Chonetes Fischer（漏斗貝） 壳或大或小，半圓或橢圓形，凹凸形；鉸合綫直；中褶中槽均不明顯；腹瓣內有大的扇形肌痕面及中隔脊；背瓣具双叶形主突起，較小的肌痕面及低中隔板；放射紋遍布；腹瓣后緣有斜傾的大体刺。

上志留紀一二叠紀（圖7–39）。





圖7—39. *Chonetes*. sp.
上一背視；下一背瓣內部

Productella Hall（小長身貝） 壳小、近圓形；腹瓣緩凸，背瓣低凹；腹、背基面均不甚發育；腹瓣面有刺，无放射綫；背瓣則僅有不明顯的同心褶；三角孔洞开，或盖着三角板；牙及牙槽發育；主突起双叶狀，高聳。泥盆紀一下石炭紀（圖7–40）。

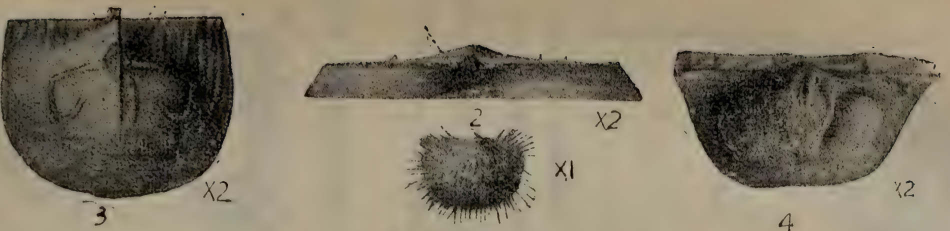


圖 7—40. *Productella*

1—腹視；2—腹基面；3—背瓣內膜；4—腹內膜；均產北美紐約州中泥盆紀



圖 7—41. *Dictyoclostus taiyuanfuensis* (Chao)

1—腹前方；2—側視

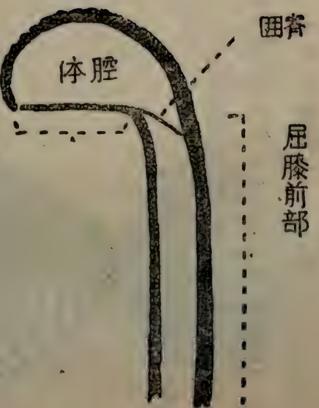


圖 7—42. *Productus* s. s. 縱切面

Dictyoclostus Muir—Wood（方格長身貝） 壳近方圓；鉸合綫直，比壳寬微長；基端展翼狀；基面不發育；平凸型，前方急剧屈膝，壳腔深闊；放射綫密布；同心綫在后部極顯著，以致造成網格狀壳飾；主突起強大；牙和牙槽不顯著；膝屈处內部无圍脊；腹瓣上長着若干直立壳刺。石炭紀—二叠紀（圖7—41）。

Productus s. s.（長身貝）与 *Dictyoclostus* 相似，僅內部在膝屈处具有圍脊（圖7—42）。

Echinoconchus Weller（輪刺貝） 壳平凸型，大体似*Juresania*，但壳体較大，兩瓣表面均有明顯的同心綫褶和大小壳刺；刺分兩組：位于同心褶后緣的較粗大，位于褶前緣的較細小；放射綫缺；背瓣主突起三叶狀；閉肌痕面狹長。石炭紀（圖7—43）。

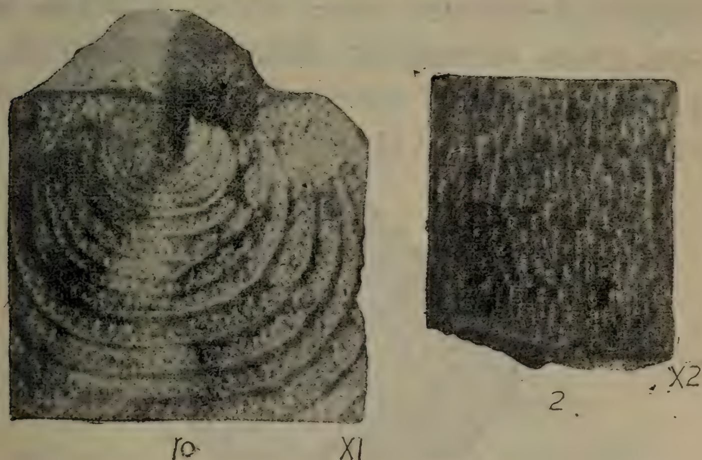


圖7—43. *Echinoconchus*

1—背視；2—壳面部分放大，示体刺排列

Waagenoconcha Chao（瓦岡貝） 壳平凸型或凹凸型；鉸合綫較壳寬稍短；腹中槽明顯；壳面复以清晰的同心褶；褶上有前傾的小壳刺，呈五点形組合，刺向前即逐漸变小并密集。上石炭紀—二叠紀（圖7—44）。

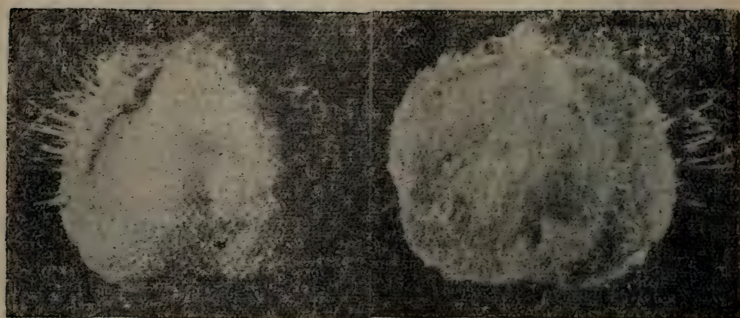


圖 7—44. *Waagenoconcha* sp.

1—腹視; 2—背視

Linoproductus Chao 壳大小不一, 平凸型, 前部膝折, 基面不顯; 一般具放射綫, 弯曲繼續不定; 喙部兩側及翼部呈同心皺, 他处放射綫全缺, 故无網格組合; 腹瓣表面具分散壳刺; 鉸合綫上有粗長壳刺兩排。石炭紀—二叠紀 (圖 7—45)。

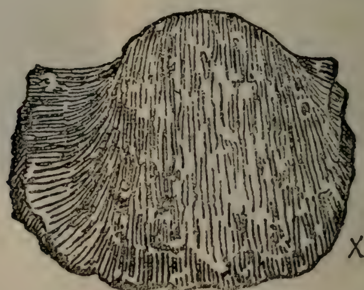


圖 7—45. *Linoproductus cora* d'Orbigny

Gigantoproductus Prentice (=*Gigantella* Sarytcheva) (大長身貝) 壳大, 一般寬50—60毫米, 最寬达250毫米; 鉸合綫長; 僅腹壳具不完整基面; 腹壳曲度高; 壳面具細密壳紋, 并有一些縱長的粗脊; 壳后部尙有同心皺。石炭紀 (圖 7—46)。

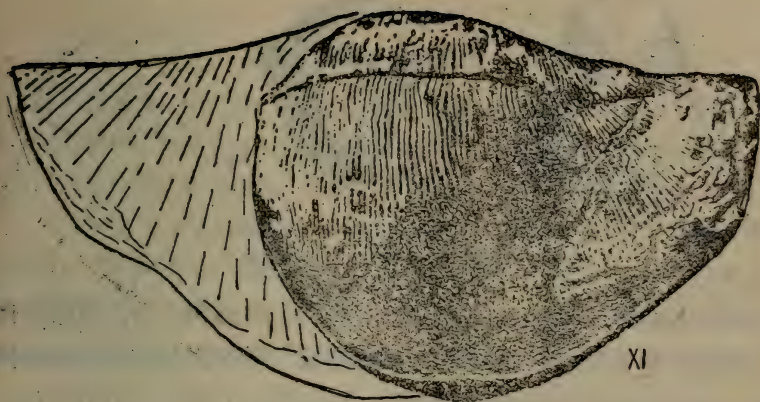


圖 7—46. *Gigantoproductus* 下石炭紀

Richthofenia Kayser（李氏貝） 特化的腕足类，腹瓣圓錐形，固着海底；背瓣平，盖狀。二叠紀（圖 7—47）。

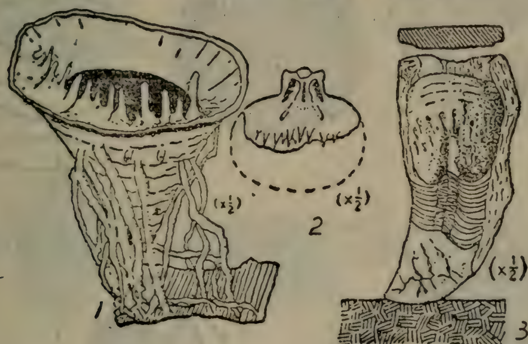


圖 7—47. *Richthofenia lawrenciana waagen* 二叠紀印度鹽嶺
1—腹瓣固着；2—背瓣；3—背腹瓣縱切

五房貝超科 輪廓呈头胄狀；双凸型；鉸合綫甚短；基面低小；壳面光滑或具放射綫（或褶）；腹瓣內有簡單或复雜型匙板；背瓣內肌痕面为腕基支板所限制；多无主突起；偶有腹三角板，但未見背三角板。中奧陶紀—泥盆紀。

Gypidula Hall（盔貝） 長橢圓或近圓狀双凸型；腹喙曲向背喙；腹中槽及背中褶均強；背瓣內部具分离式腕基支板，連于壳底；平滑式有放射綫。中志留紀—上泥盆紀（圖 7—48）。

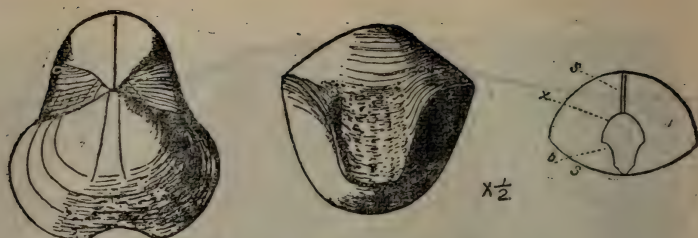


圖 7 —48. *Gypidula galeata* (Dalman)
左一背視；中一前視；右一横切×$^1/_2$
泥盆紀，德國爱非尔

Pentamerus Sowerby(五房貝) 壳大，楕圓双凸型；腹喙曲向背喙；前緣常呈三叶狀；腹瓣內具双柱匙板；背瓣內具有弯而長的腕基突起，其下部被近平行的隔板支住。中志留紀 (圖 7 —49,50)。



圖 7 —49. *Pentamerus oblongus* Sowerby中志留紀
左一側視；中一背視；右一一系列的横切面，示匙板及側板的發育

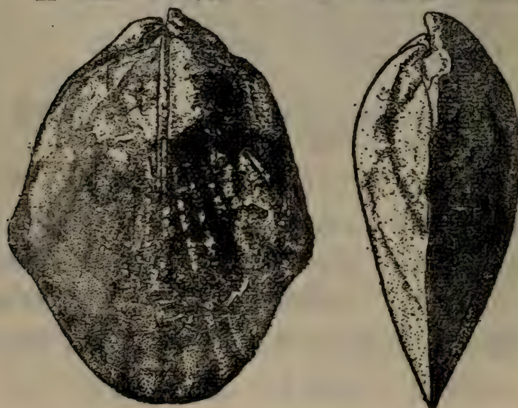


圖 7 —50. 同上
左一背瓣內膜；右一側視

綫 孔 目

小咀貝超科　无孔壳；三角狀；喙尖弯曲如鳥喙；鉸合綫短；多数无基面；主突起不發育；常具三角双板；莖孔位喙頂；背瓣內常具長而大的腕鈎；壳飾是放射綫或放射褶或兩者重叠。奥陶紀—現代。

Camerotoechia Hall et Clarke 一般三角狀，具粗放射綫，前緣曲向背方；腹瓣淺平，背瓣高凸；腹瓣內牙板甚發育；背瓣內具分离鉸板；无主突起；鉸板以支板联結在中隔板上，形成一短矮的背匙板，但常由于鉸板的生長加厚以至掩沒。泥盆紀—中石炭紀(圖 7 —51)。



圖 7 —51. *Camerotoechia*
1—內部構造，2—6—外部各面观

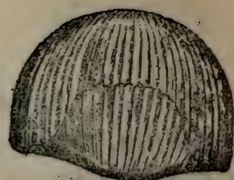
Yunnanella Grabau(云南貝)　体形似 *Camerotoechia* 但壳前部腹中槽及背中褶更顯得突出；壳面全被稜形放射綫；近前緣处若干放射綫融合而成粗強放射褶；中槽內放射褶5—1条；腹瓣內具远离的牙

板；背瓣內有背匙板及短小的中隔板。上泥盆紀（圖 7—52）。



圖 7—b2. *Yunnanella hanburii* Grabau

1—側視；2—前視，上泥盆紀，湖南



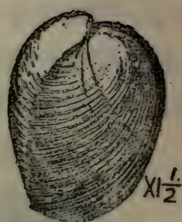


圖 7—53. *Hypothyridina procuboides*
上泥盆紀初，云南
上—前視；下—側視

Hypothyridina Buckman 前視近方形；側面近球形；背瓣凸度較大于腹瓣；腹中槽作長舌延伸；放射綫低平且圓，間隔狹；腹瓣內牙板短；肌痕面小，背瓣內无中隔板（圖 7—53）。中、上泥盆紀。

无洞貝超科 壳体橢圓形；鉸合綫短弯；背瓣內具旋狀腕骨，腕帶旋進方向指向壳的对称面、旋頂則指向腹方或背方。奥陶紀—上泥盆紀。

Atrypa Dalman（无洞貝） 不等双凸型，腹方近平或微凸，背方



圖 7—54. *Atrypa desquamata*

1—背視；2—側視；3—腕骨構造中泥盆紀，云南

高凸；壳面具放射綫或放射褶以及同心綫、同心褶等，有时作刺狀；腹瓣內肌痕面大，扇狀；背瓣具指向背方的旋狀腕骨及相距甚远的腕支。中志留紀—上石炭紀（圖 7—54）。



圖 7 -55. *Zygospira* 成群保存

Zygospira Hall 壳小，不等双凸型；腹瓣凸度稍大；腹中褶及背中槽不甚明顯，粗放射褶；腹瓣內具牙但无牙板；背瓣內具分离的鉸板；腕骨旋狀，下垂腕帶相距甚远；腕鎖簡單，位置不定(圖 7—21,55）。

穿孔貝超科　細孔壳；背瓣具腕环；基面一般不發育，壳面光滑，或具壳綫及壳褶。奥陶紀—現代。*Terebratula*（穿孔貝） 是本超科重要代表，中生代丰產。

Stringocephalus（鴞头貝）壳大，近圓形；一般寬大于壳長，双凸型；最大壳厚位后方；鉸合綫短；腹喙長，弯曲似梟喙；三角板复以三角双板，頂端具卵形莖孔；背喙隱掩；腹瓣內具高大的中隔板；背瓣內具分叉高長

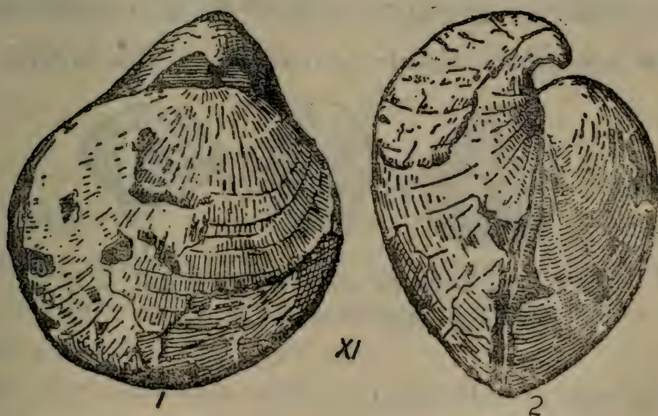


圖 7—56. *Stringocephalus burtini* Defrance 中泥盆紀，云南
1—背視；2—側視

的主突起；中隔板高，腕环寬長；壳面平滑。中泥盆紀（圖 7—56，57）。

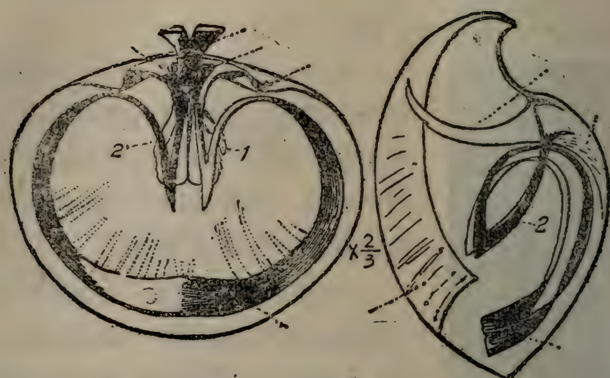


圖 7—57. *Stringocephalus burtini* Defrance 內部構造
左—背瓣內部；右—側縱切面

石燕超科　壳面平滑少飾或具放射綫，褶与生長綫；基面寬窄不一；旋狀腕骨旋尖指向側后方；三角孔复以三角双板、三角板或完全洞开。奥陶紀—侏罗紀。

Eospirifer（始石燕）　壳側方近等双凸型，輪廓半橢圓或方形；壳面具放射細紋外，放射褶或有或无。三角孔盖以三角板，孔旁具牙板；背瓣內具中隔板，長短不一。中志留紀—下泥盆紀（圖 7—58）。

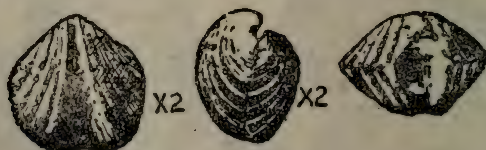


圖 7—58. *Eospirifer tingi* Grabau 中志留紀，云南
左—腹視；中—側視；右—前視

Rostrospirifer Grabau（*Spirifer tonkinensis* 型）　壳側面近等双凸型；沿中綫特厚，向基端漸漸变薄；中褶及中槽顯著，中槽前端截切狀；壳面僅兩側具疏散簡單的放射褶，稜形或平圓；間隔狭深；

腹瓣內有粗大牙板，展伸于肌痕面兩側。下一中泥盆紀(圖 7 —59)。

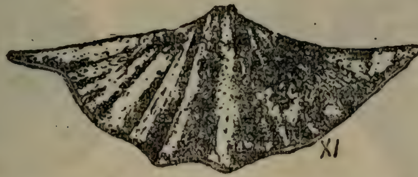


圖 7 —59. *Rostrospirifer tonkinensis Mansuy*

Cyrtospirifer Nalivkin(中國石燕=*Sinospirifer* Grabau) 壳中等大小，壳寬較壳長稍大或相等；側面双凸型，腹中槽及背中褶縱貫壳的前后；放射綫及同心紋并顯；基面發育，腹基面較高；三角孔闊大，无三角板或三角双板；腹瓣內牙板粗壯；旋狀腕骨附着于鉸板上；板下无支板。上泥盆紀(圖 7 —60)。

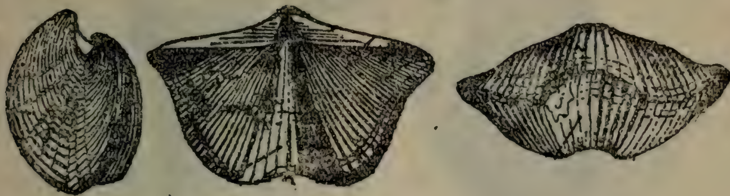


圖 7 —60. *Cyrtospirifer* (*Sinospirifer*) *sinensis* (Grabau)
上泥盆紀，湖南

Cyrtiopsis Grabau(弓石燕) 外形輪廓及凸度变化不定；鉸合綫短，約为壳寬1/2或1/3；腹基面高闊；三角孔狹長，盖有三角板；頂端具圓莖孔；背基面不顯著；中槽中褶或深或淺；粗細放射綫均有；中槽中褶上的放射綫分叉；牙板向前平行展伸或相向弯曲，环繞腎狀肌痕面。上泥盆紀(圖 7 —61,62)。

Choristites Fischer de Waldheim(分喙石燕) 方形；鉸合綫直，約等于壳寬；腹基面高大；喙部弯曲；壳側面近等凸型，腹方凸度稍大；中槽中褶不顯著；放射綫分叉，間隔狹而淺；同心綫明



圖 7—61. *Cyrtiopsis davidsoni* Grabau

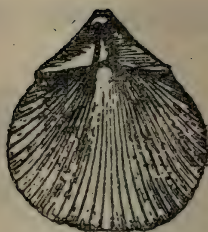


圖 7—62. *Cyrtiopsis graciosa* Grabau

顯；腹瓣內具略相平行的牙板，其后部联合为匙板，前部未达壳底；背瓣內中隔板或有或无。中—上石炭紀（圖 7—63）。

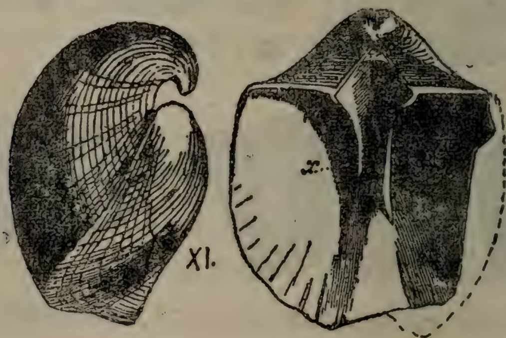


圖 7—63. *Choristites mosquensis* Fischer
左—側面；右—腹瓣內部

Spirifer Sowerby（石燕） 壳大小不一；壳寬常大于壳長；鉸合綫最寬；基面不發育；壳喙弯曲，腹喙复于背喙上；壳側方近等双凸型；中褶中槽低淺；放射綫遍布全壳，偶有分叉；牙板粗短；鉸板环繞鉸窩；旋狀腕骨壯大，腕鎖不完全；主突起呈低的粗糙面。石炭紀—二叠紀（圖 7—64）。

Neospirifer Fredericks（新石燕） 三角形，鉸合綫最寬；中褶中槽極顯著；放射綫粗細不等，分叉多次，成束出現；同心綫密；內

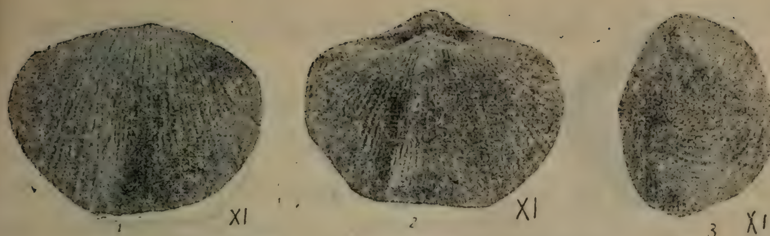


圖 7—64. *Spirifer liangchowensis* Chao

1—腹視；2—背視；3—側視 下石炭紀，甘肅吳牛溝

部構造如石燕（圖 7—65）。

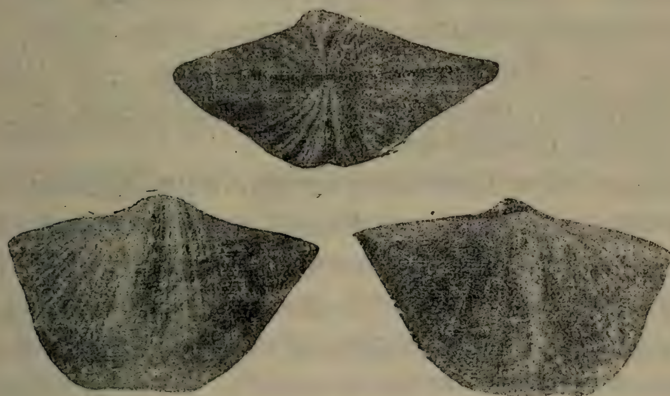


圖 7—65. *Neospirifer fasciger* Keyserling

前—后視；下左—腹視；下右—背視

Athyris McCoy（盤骨貝） 壳橢圓形或圓形；兩瓣凸度相似；基面不發育；鉸合綫短于壳寬，弯曲；莖孔圓；腹中槽、背中褶發育，或不甚發育；腹瓣牙板粗短；背瓣鉸板有洞并有低的中隔脊；腕鎖完全；壳面平滑；同心層完好。中泥盆紀—石炭紀（圖 7—66）。

生态 現代腕足类大多数是海洋底棲动物，其中百分之七十以上聚集在深不超过200米的淺海帶，少数生活到水深5,650米的海底。繁殖在热帶与溫帶海中的 *Lingula*（舌形貝）限于水深40米以內。关于現代腕足类生活深度的資料，收集的还不够充实，且已有資料說明某些代表生活深度的变化可达5,000米以上；因此在



圖7—66. *Athyris concentrica* (Von Buch) 泥盆紀,
左—背視; 中—腹視; 右—背瓣內部示腕螺

分析化石时，單憑腕足类本身，不足以說明海水的深度，而必須進一步分析沉積物与化石的关系，以便互相应証，得出关于生活环境的結論。

現代腕足动物虽然比起其他动物各門不算重要，但作为一整体講，它們的分布还是相当广泛，不論寒帶、溫帶与热帶海洋都可以遇到——当然大多数生活在溫帶、热帶的淺海里，例如溫帶的日本海即曾發現現代种之29种。总之，必須注意，寒海中的种不能与暖海中的种共生。

如果对保存腕足类化石的沉積岩層進行分析，可以看到过去的腕足类能够适应于多种环境的海底。有些种喜欢清澈的海水，有些生活在混濁海底，更有些如 *Lingula* 鑽孔在沙泥里。某些无孔目和新孔目的代表繁盛于黑色頁岩中，但关于它們和原來黑泥的关系，意見尙未趋于一致：有人認为黑色頁岩有 *Lingula* 說明它是近岸淺水沉積，貝壳是原地生長的；有的人則以为原來的黑泥沉積在深处而貝壳是搬运進去的。其实，兩种情况都有可能存在。如果發見許多腕足类貝壳的兩瓣是分离破碎的，就可以肯定它是異地埋藏的結果。

古生代岩層中富產腕足类化石，例如華南志留紀和泥盆紀的石燕类，石炭二叠紀的長身貝类。出現多时可以形成生物礁，有时充塡珊瑚的空隙中。

腕足类死后肌肉失去作用而兩瓣緊閉，可作为其他动物如蠕虫、苔蘚虫、珊瑚等附着处所。泥盆紀的好多腕足壳上，即曾發見 *Aulopora*（喇叭珊瑚），*Hederella*（苔蘚虫）等化石。

現代腕足类，除了少数自由移动的代表，都是固着的。固着方式不同，有的以肉莖附着海底而背瓣也緊靠海底；有的僅在幼年具有肉莖，当成年时，肉莖失去作用，腹瓣粘着；有的自由仰臥，或借体刺托出泥砂之上或以腹喙插入泥中（圖7—1）。

現代 *Lingula*（舌形貝）是活动的腕足类，它广布于溫帶潮汐漲落区，鑽孔

生活在沙泥中。根据化石舌形貝的產狀，很可以这样推测，即它过去和現在差不多是生活在类似的海区中。

成長的腕足类多数营底棲生活，因此它們的分布就只限于有自由活动的幼虫期。有人認为地史上某些广布的腕足类是由幼虫沿大陸边緣的淺海随着海浪或洋流迁移，有人则以为借某些尙未發現的原因幼虫可以通过广洋分布出去。我們同意前一种看法，因为現代腕足类自由活动的幼虫期一般只不过八、九天；推想过去本类幼虫期也是極短促的，如此短促的浮游生活要通过广洋分布是有不可克服的困难的。

腕足类的地史分布 眞正的腕足类見于寒武紀，多数屬于无鉸类，如 *Obolus*, *Lingula*, *Lingulella*, *Acrothele*等；寒武紀后期正形貝类如*Eoorthis*和共凸貝类开始出現。奧陶紀以正形貝，扭月貝等为多；中奧陶紀以后五房貝，德姆貝和小咀貝各类發生。中志留紀开始有長身貝和石燕兩超科代表，志留紀末出現低級穿孔貝类。泥盆紀是腕足类的全盛时代，大多数超科分头發展，石燕、小咀貝、穿孔貝等尤多，但前孔目已退居次要位置；无鉸綱更不重要，僅有舌形貝、圓盤貝与髑髏貝等。石炭二叠紀时假細孔壳具鉸目如長身貝超科大量發展，种屬繁多而变化迅速；二叠紀后期并有特化代表如李希霍芬貝与焦叶貝等。

古生代后腕足类多数絕滅，前孔目中僅存扭月貝超科，但具鉸目如小咀貝超科穿孔貝超科仍比較繁盛。石燕类絕滅于侏罗紀末，小咀貝类至侏罗紀末大見减少。由于中生代以后海侵范圍愈見縮小，环境变迁急剧，腕足类的發育也大受限制，因此本門对新生代地層时代的鑑定丧失其以前的重要性。

腕足动物重要各屬

	前寒武紀	寒武紀	奥陶紀	志留紀	泥盆紀	石炭紀	二叠紀	三叠紀	侏罗紀	白垩紀	老第三紀	新第三紀	第四紀	現代
无孔目														
Obolus		—	—											
Lingulella		—	—											
Lingula			—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
新孔目														
Acrothele		—	—											
Crania				—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
古孔目														
Rustella		—												
前孔目														
正形貝超科		—	—	—	—									
Billingsella		—												
Eoorthis		—												
Orthis			—											
共凸貝超科		—	—	—	—									
Yangtzeella			—											
达姆貝超科			—	—	—	—	—							
Dalmanella				—										
Schizophoria				—	—	—	—							
扭月貝超科			—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

	前寒武紀	寒武紀	奧陶紀	志留紀	泥盆紀	石炭紀	二叠紀	三叠紀	侏罗紀	白堊紀	老第三紀	新第三紀	第四紀	現代
Rafinesquina			—											
Stropheodonta					—									
Strophomena			—											
Meckella						—	—							
Leptodus							—							
Oldhamina							—							
長身貝超科			—	—	—	—	—							
Chonetes				—	—	—	—							
Productella					—	—								
Dictyoclostus						—	—							
Productus						—	—							
Echinoconchus						—								
Waagenoconcha						—	—							
Linoproductus						—	—							
Gigantoproductus						—								
Richthofenia							—							
五房貝超科			—	—	—									
Gypidula				—	—									
Pentamerus				—										
終孔目														
小咀貝超科			—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

續表

	前寒武紀	寒武紀	奥陶紀	志留紀	泥盆紀	石炭紀	二叠紀	三叠紀	侏罗紀	白垩紀	老第三紀	新第三紀	第四紀	現 代
Camarotoechia					—	—								
Yunnanella					—									
Hypothyridina					—									
无洞貝超科			—	—	—	—								
Atrypa				—	—	—								
Zygospira				—										
穿孔貝超科				—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Stringocephalus					—									
石燕超科			—	—	—	—	—	—						
Eospirifer					—	—								
Rostrospirifer						—								
Cyrtospirifer						—								
Cyrptospirifer						—								
Cyrtiopsis						—								
Choristites						—								
Spirifer						—	—							
Neospirifer						—	—							
Athyris					—	—								

前孔目与終孔目各超科的时代分布系根据全面資料，但各屬的时代則照本章資料編排。

第八章　軟体动物門（Mollusca）

一般特征

軟体动物在具体腔动物中是界限非常明顯的一門，它包括許多在基本構造上是一致的、但壳形極不相同的生物，例如我們熟識的蚌、蛤、田螺、蝸牛、烏賊等。現在已知的現代和石化的軟体动物約有150000种，因此它是动物界中第二大門，僅次于節肢动物。

动物体不分節；除多数腹足类成長体外，兩側对称；体外被着1或2（少数8）瓣硬壳，是富有腺細胞的外套膜所分泌的。身体腹面常發展为肌肉足，足的功用在各类中各有不同，或司爬行或挖掘或游泳等。由于足的發生，动物不可能構成分節体，因而不同于环節动物和節肢动物。許多种类的身体前部是头，头上有口和感覺器官（眼、

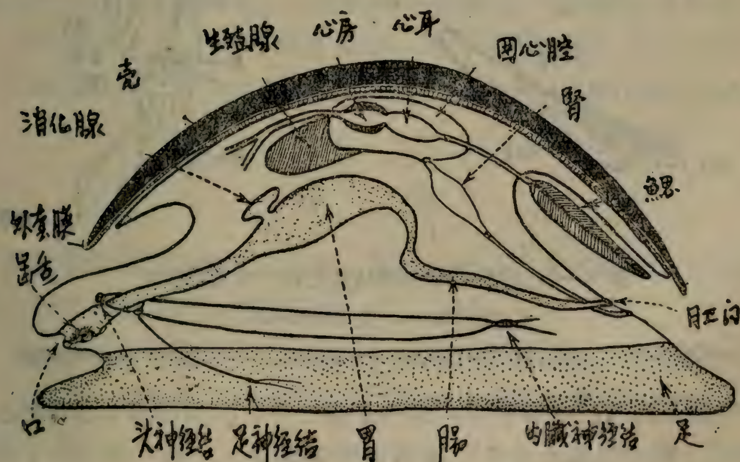


圖 8—1. 軟体动物原型（推想的）縱切面

听覚、触覚）有时还有捕食器官。多数軟体类以鰓呼吸，鰓位于身体与外套間的外套腔中。体內有比較簡單的消化管，常弯曲成 V 形，

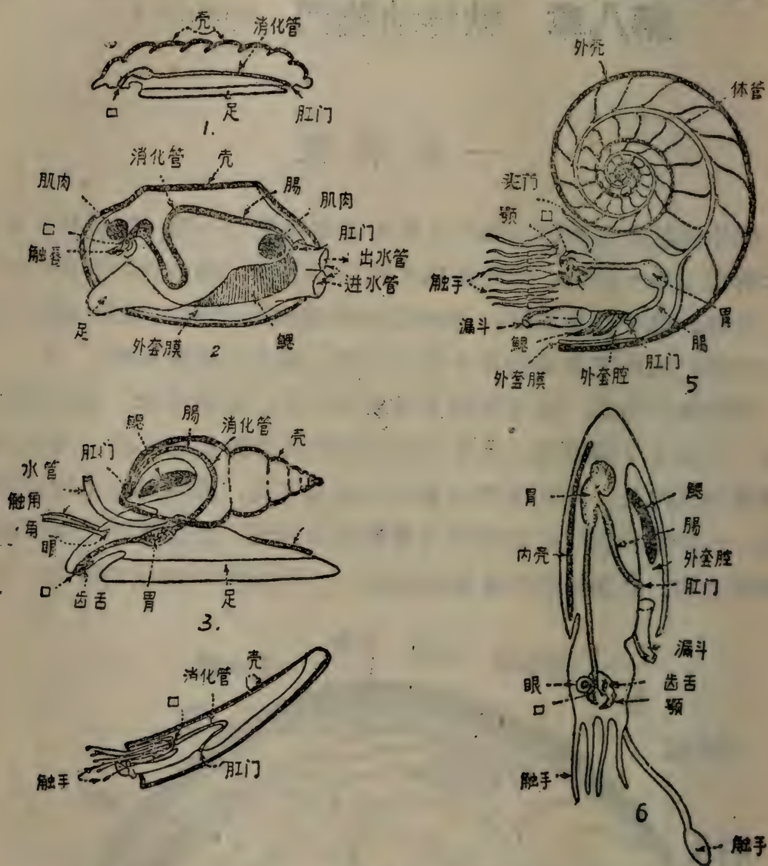


圖 8—2. 軟体动物各綱結構比較（均为縱切面）

（仿据 Shrock 及 Twenhofel）

1—原軟体綱；2—瓣鰓綱；3—腹足綱；4—掘足綱；5—外壳亞綱；6—內壳亞綱

口內且具顎或齒，心臟發育，由一个或二个、很少是四个心耳和心室所構成。鰓一对或更多对（或其他呼吸器官）。腎一端开口于圍心腔，另一端开口于外套腔。神經系統由神經結数对和縱橫神經索若干

条所構成。有很多种其前部的神經結联合成腦。感覚器官大多很發达。各类軟体动物的軟体虽有各种改变，但內部組織大致相同（圖 8—1）。各种軟体类的基本結構如圖（8—2）所示。成長的軟体类大多是个体單独生活的，但有时个体聚集成群。它們是雌雄異体，或雌雄同体。

軟体动物从寒武紀初开始出現，其后逐漸發展并适应于各种水体；甚至征服大陸；就現代代表看來，各种水体中發見有漂浮、游泳、固着底棲或移动底棲等生态。

軟体类个体大小不一，小的長不过1毫米，大的如某些头足类長可达15米。壳本身同样是大小不一的：小的長不过1毫米，大的長达4 1/2米（如奥陶紀某些鸚鵡螺类；中生代某些菊石長达2米），現代海產瓣鰓类 *Tridacnu* 体重可达225公斤。由于軟体分泌硬壳，所以几乎每个地質时期（至少是每紀）都曾發見丰富的軟体动物化石；其中許多屬种形成可靠的标准化石，在地質研究上起了很大的作用。

多数軟体类具有壳，壳質常为鈣質，有时是几丁質。鈣質可以是方解石、霰石或兩者的混合質。海生軟体类壳一般具方解石和霰石，但陸上和淺水壳多屬霰石。壳層結構是多样的，壳的数目多数是1或2，極少数是8片。壳形变化多端，对称或不对称。絕大多数是外壳，即壳被体外，而少数是內壳，即壳深藏体內，但有很少是沒有壳的。

分　类

根据軟体及壳的特征，如足、套膜、鰓、神經系統及体形对称等情况，軟体动物可分为下列五綱：

第一綱　原軟体綱（Amphineura），例如石鱉；

第二綱　瓣鰓綱（Lamellibranchiata）或斧足綱（Pelecypoda，）例如蚌、蛤；

第三綱　腹足綱（Gastropoda），例如田螺、蝸牛；

第四綱　头足綱（Cephalopoda），例如烏賊、海鸚鵡；
第五綱　掘足綱（Scaphopoda），例如 *Dentalium*（角貝）。

第一綱　原軟体綱（Amphineura）

原軟体綱是兩側对称的軟体动物，背面多被以八枚复瓦狀壳板（圖8—2,3），腹面有扁平脚掌狀的足。体前为不甚明顯的头部，头部有口，口腔內有齒舌；肛門位于身体末端；消化道几成一直管。神經系統由圍咽神經环和体側的四条神經干所構成。鰓位于体側足与外套之間的溝內。心耳一对与鰓相当。雌雄異体。

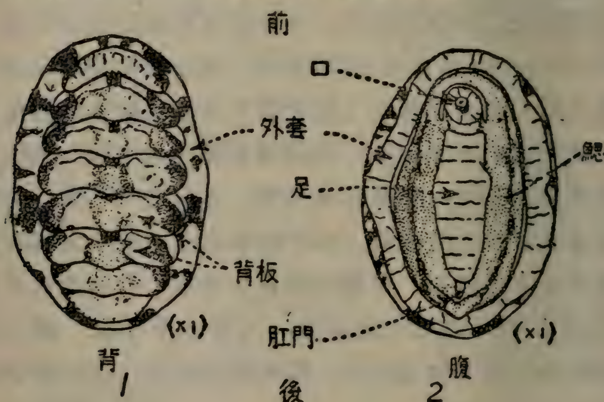


圖 8—3. *Chiton* sp.（石鱉）結構

石鱉的8塊壳板排成單列，其中前、后兩板与中間六板形狀大不相同。每个壳板由二層不同物質組成：上層是滲透着碳酸鈣的几丁質，多孔，表面裝飾很多；下層坚实无孔，也是灰質組成的。各板上層的多孔性是由于層中大、小細孔的存在。下層常大于上層，故每伏于鄰板之下，如复瓦一般，因此整个身体可以前后卷起。

現代石鱉長自1—16.5厘米，潛居水深至4,200米的海底，但繁殖于潮汐漲落帶。

原軟体动物可分为Aplacophora(无壳原軟体目)及Polyplacophora(多壳原軟体目)兩目；前者沒有背壳，后者具背壳8片，可保存为化石，共百余种，自奥陶紀以至現代，均有零星發現。古生代石鼈壳板缺乏关節構造。总之，本綱化石不多，古生物学上意义不大。

第二綱　瓣鰓綱(Lamellibranchia)或斧足綱(Pelecypoda)

一般結構　本綱是兩側对称的軟体动物，習見的例子如牡蠣(*Ostrea*)，海扇(*Pecten*)，田蚌(*Anodonta*)，池蚌(*Unio*)等。軟体的头部不發育，外套膜分为左右兩片，分泌双瓣的壳(圖8—6)。外套腔很發达，位于身体兩側，腔內有呼吸器官—鰓，其結構簡繁不同，可分原鰓、絲鰓、眞瓣鰓和隔鰓四种(圖8—4)。

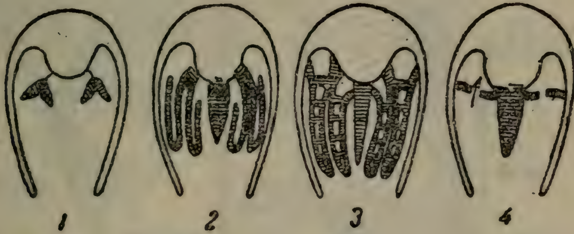


圖 8—4. 瓣鰓綱的鰓的構造类型(垂直于壳長及对称面的剖面)
1—原鰓；2—絲鰓；3—眞瓣鰓；4—隔鰓

原鰓質薄，叶狀，左右各一，上緣附着于足的基部下半展开而成內外兩叶，掛在足及外套膜之間。絲鰓由原鰓發展而來，即內外二鰓叶伸長，屈成V形，且鰓叶由多數絲狀叶片組成，外观从左面或右面看，很像一排柵門，各叶片間有間隙，水可流通其間。如果內叶的內片附着在足的基部，外叶的外片附着在外套膜，叶片表面列生絲狀突起，分別將內外片連結起來而各片間僅留微孔，但鰓叶的接合部肥厚且分布血管，便形成眞瓣鰓。如果鰓变为肌肉質而横伸如横板，就叫隔鰓。鰓叶片中空，鰓壁是單層細胞，充滿血液，易与外界交换气体。

足沒有扁平的足掌，位于身体前腹方，許多似楔形，伸出于兩瓣之間，用以鑽入土中。齒舌和顎都缺。有胃及消化腺一肝臟（圖 8—5,6）。

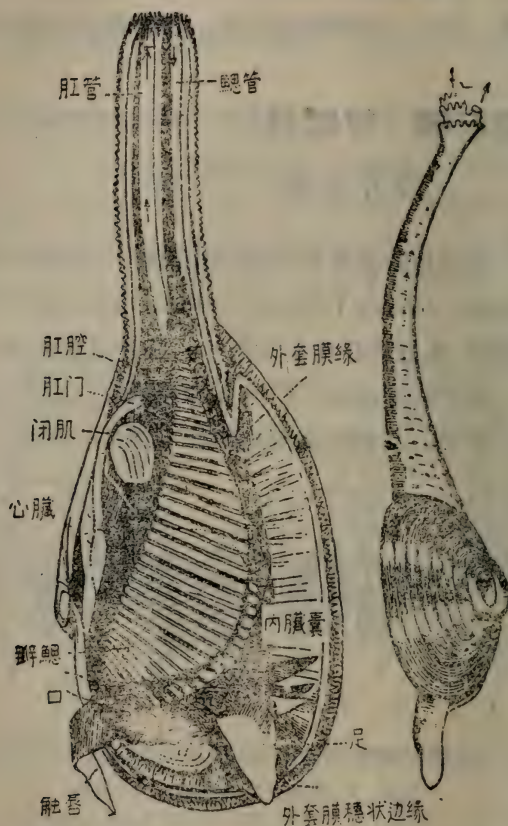


圖 8—5. *Mya arenaria* Linne（沙海螂）
左一左瓣、外套膜及半个水管撕去；右一外形

循环系統包括心臟（一心室二心耳）及动脉靜脉等。心臟位于背部，动脉沿固定血管自心臟分出，但靜脉沒固定血管而是滲透于体內各組織中，逐漸返回心臟。

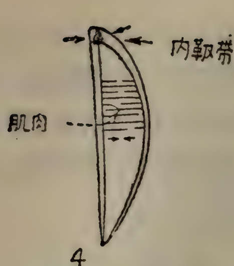
神經系統由三对以神經索相联結的神經結組成。感覺器官極不發展。

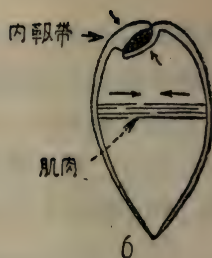
肌肉以閉肌为主，司壳的閉合（圖8—5，7，8，9）。初期代表的肌肉有兩个（双柱类）：前閉肌位于口旁，后閉肌位于肛門旁。有的后期代表只有一个后閉肌。壳內肌肉附着处常呈深陷印痕（圖8—11，12）。兩个閉肌的大小或相等，或不相等，分别称为等肌（同柱类）和不等肌（異柱类）（圖8—12，13，14）。

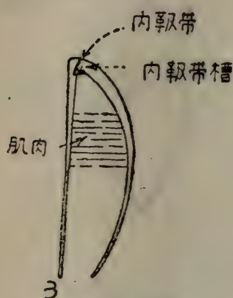
圖 8—6. 瓣鰓綱解剖
（垂直于壳長的剖面）

圖 8—7. 外靭帶肌肉及壳的开閉
上一靭帶張，肌肉縮，則壳閉；
下一兩者放松則壳开

左右外套膜在身体的背部互相連接，有时在边緣其他部分也可以互相連接；尤其是在体后，边緣連接結果可構成進水和出水的管子（圖8—5、8—10）。外套膜外緣附近往往貼在壳內，形成套膜綫，这条綫的末端通常和閉肌痕連在一起。当水管相当發展时，水管被外套膜肌肉拉入壳內；水管越大，肌肉随之越变大，水管也就更加向內部伸入，使外套膜綫向內弯曲。这一段曲綫称为外套弯（圖8—







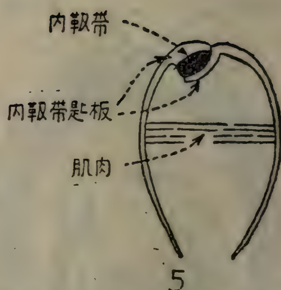
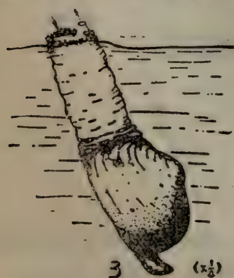


圖 8—8. 內韧帶肌肉及壳的开閉

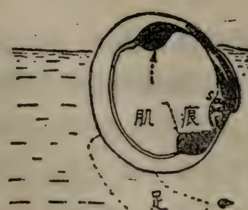
圖 8—9. *Mya* sp. 壳的开閉











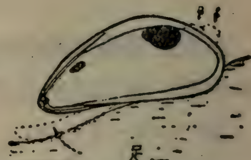


圖 8—10. 瓣鰓綱各类外套膜結合及水管發育情况（据 S. 及 T.）
上排：几种生活方式；下排：內部構造：1—无水管；2—3—水管自短而長

12）。很少具有水管的种类是沒有外套弯的，这是因为这类代表失去把水管拉回壳內的机能。



圖 8—11. 同柱类*Arca* sp.構造　　圖 8—12. 同柱类*Venus* sp.構造

肌肉的变化取决于肌肉活动与壳內其他軟体的相对位置的力学关系。在等肌（即同柱）的情况下联接兩个閉肌的直綫与兩瓣的鉸合綫和腹緣平行；在不等肌（即異柱）的情况下（圖8—13），上述一綫与鉸合綫相交成一角度，即小的前肌比后肌較靠近鉸合綫。具有等肌的种屬，其肌肉起着同样的作用，同样發展，而在單肌种屬內（圖 8—14），肌肉最后位于壳內中心或近中心，因而它对壳的四周起着均匀拉曳的作用。

現代瓣鰓类多数生活在潮汐帶以至水深 200 米的淺海，少数是深海生物。某些代表居住在半鹹水中，另有三科繁殖在淡水环境。

壳是外套膜分泌的，左右兩瓣，多数是左右（兩側）对称的，少数如海扇、牡蠣的壳不甚对称；多数是兩瓣等大，但少数不等。最早形成成壳尖称喙，常傾向前方，喙附近凸出部称喙部（圖 8—6，11，12）。

壳的定向　將兩瓣壳的鉸合部朝上（圖 8—16），开閉部朝下，

壳喙指向观察者的前方。如此拿定，則上是背面，下是腹面，口和足在前指向前方，肛門及水管等在后，因而壳的左右可定（与观察者



圖 8—13. 異柱类（*Mytilus* sp.）

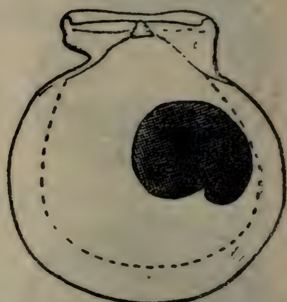


圖 8—14. 單柱类（*Pecten* sp.）

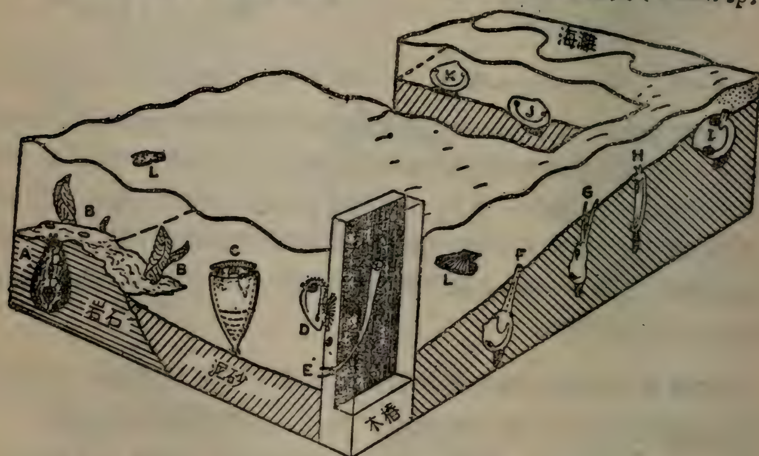


圖 8—15. 瓣鰓綱生活方式（据 Shrock 及 Twenhofel）

D,F—K僅示一瓣，肌肉塗黑。 A—鑽孔的（*Pholas*）； B—以壳附着（*Ostrea*）； C—以錐形壳插入海底（*Hippurites*）； D—絲足附着（*Mytilus*）； E—鑽入木樁（*Teredo*）； F—鑽入泥砂中（*Mya*）； G—同上（*Tagelus*）； H—同上（*Ensis*）； I—同上（*Venus*）； J—部分鑽入泥砂中（*Crassatellites*）； K—棲止海底（*Nucula*）； L—漂游（*Pecten*）

的左右相同）。自壳的前端至其后端是壳的長度（壳長）；上起喙，下至腹部边緣，是壳高；兩壳最凸部的距离，垂直于壳長的左右綫，即是壳的厚度（壳厚）或寬度。

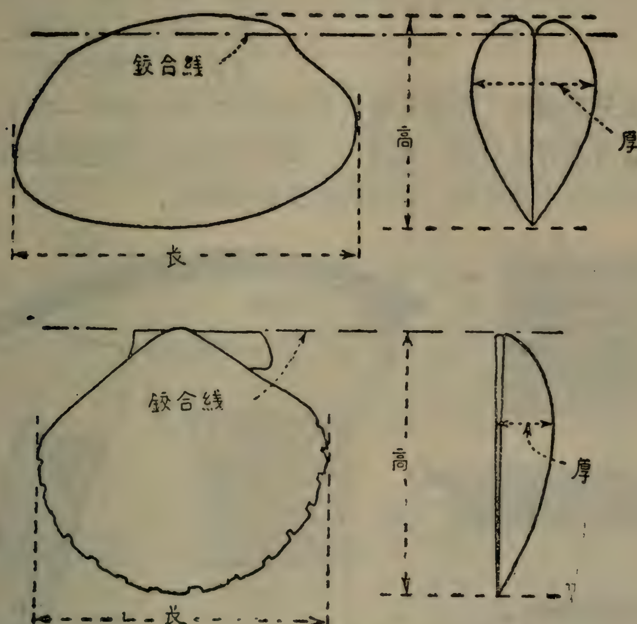


圖 8—16. 瓣鰓类壳的定向

瓣鰓綱的外壳，驟然看來，好象腕足动物的壳子，实則兩者有很多区別，玆对比如下：

瓣鰓綱	腕足动物門
1.壳瓣兩側不对称	1.壳瓣兩側对称
2.一般兩瓣大小相等	2.一般兩瓣大小不相等
3.瓣分左、右	3.瓣分腹、背
4.对称面位于兩瓣鉸合及壳喙接合处	4.对称面垂直于鉸合綫及喙
5.肉莖缺，故无肉莖孔	5.除低級及成長附着的代表外，具肉莖孔

6.左、右瓣上各有牙及牙槽（如果有鉸合構造的話）	6.除无鉸綱外，牙及牙槽分列于腹、背瓣上
7.壳的开啓賴韌帶，閉合賴肌肉	7.壳的开閉均賴肌肉；无韌帶
8.典型的壳分三層—表層、柱狀層、薄片層	8.壳分三層或多層——表層、薄片層、柱狀層；还有表層、以及几丁質和磷灰質的互層

壳的成分及構造 壳自外而內大体可分三層（圖 8—17）。

1.表質層或有机質層，甚薄——海生的極薄，陸地淡水的有些極厚——成年壳常不見此層，化石的壳子更少保存。

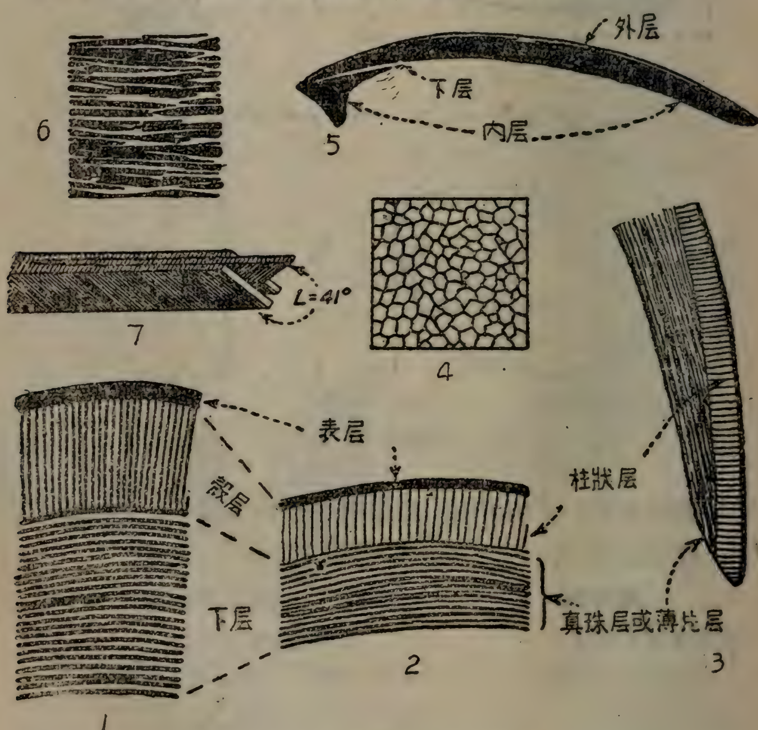


圖 8—17. 瓣鰓壳的微細構造

1—2—壳橫切面；3—壳边緣部分示薄片層外薄內厚的情形；4—柱狀層的橫切面，示方解石柱体密集，但为壳質所分隔；5—古生代海扇壳縱切面，示三壳層，表層缺；外層为方解石，下層及內層为霰石；6—7交錯薄片層構造

2.柱狀層——是許多微細方解石結晶和角質組成。

3.薄片層——是密集的角質和碳酸鈣薄片所組成，或称眞珠層，由霰石及角質交織而成；如單純为霰石則称瓷層。

壳外部的兩層物質（表層及柱狀層）完全是由外套膜边緣分泌的，因为这里有許多特殊分泌壳質的腺細胞。壳內薄片層的起源和外層稍有不同，是由全部外套膜上的分泌物組成的。所以壳的增厚完全是薄片層增加的結果。壳受到損伤之后，动物能自己重新添补，而所添补者完全是薄片層的組織。古生代后期的海扇类具有交錯薄片層構造（圖8—17，5，6，7）。

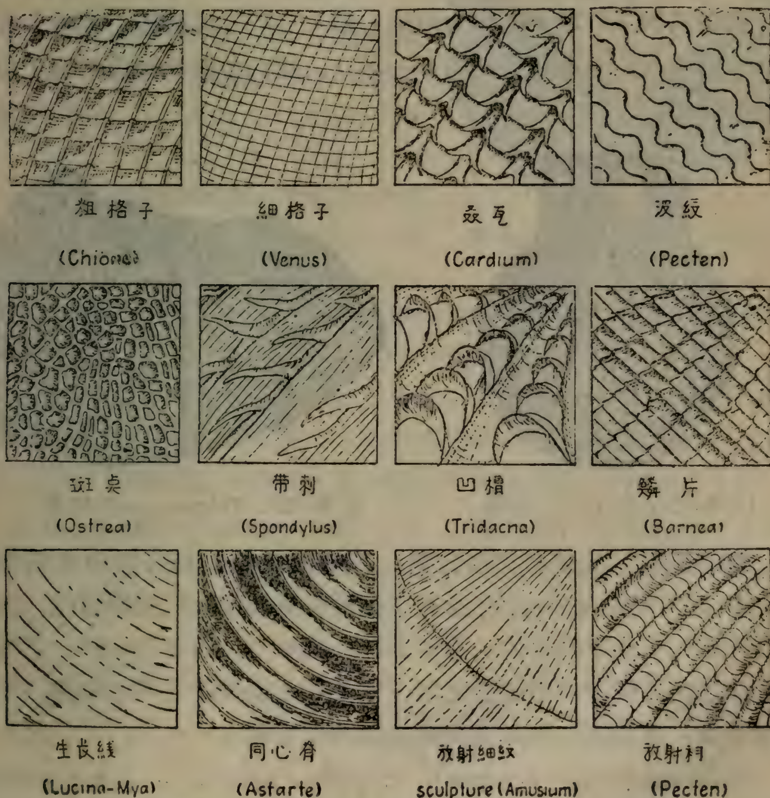


圖 8—18. 瓣鰓类的各种壳飾（据 Shrock 及 Twenhofel）

壳的裝飾 壳的外面有的是光滑的，有的具各种裝飾。最常見的是以喙为中心的同心綫，即生長綫；同心綫粗、細、松、密不同，粗的叫同心脊。还有从喙开始的放射狀条飾，其大小及排列也有不同。有的同时具有以上兩种壳飾，交錯成網狀。此外，少数具瘤節或刺（圖 8—18）。

多数瓣鰓壳的兩瓣在喙与鉸合綫之間有基面（圖 8—11，12）。这个基面或平或略弯，其上裝飾和壳体其他各部不同。在有些种中，基面分为前、后兩部：前部呈心臟形，叫新月面；后部長槽形，叫盾紋面（圖 8—12）。

瓣喙或朝上（即正喙）如海扇（圖 8—19）或前傾（多数）或后傾如三角蛤（*Trigonia*）（圖 8—20）。喙的位置和傾向影响了壳体中綫的傾向。

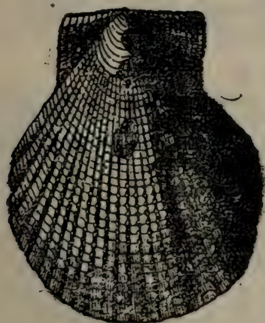


圖 8—19. *Pecten* sp. 正喙



圖 8—20. *Trigonia* sp. 后傾喙

壳的开閉 壳的开啓賴韌帶，閉合賴肌肉，而开閉的关鍵是牙齒。多数瓣鰓壳在鉸合綫上有开壳的特別構造，即所謂韌帶。韌帶是有彈性的角質半圓柱体，延伸于鉸合綫兩旁。当壳閉合时，它就緊張着；当壳开啓时，它就松弛着。它是外套膜分泌的角素薄片，和表層連續着，兩端插入兩瓣基面的韌帶槽中（圖 8—6）。

最原始的韌帶延展于全部基面上，叫全帶型（圖8—11）；少数是韌帶僅限于喙前，叫前帶型；但大多数的韌帶僅位于喙后，叫后帶型。以上三种都在壳

外，叫外韌帶（圖8—7，17）。后帶型韌帶往往成C—彈簧形。

內韌帶是另一种鉸合構造（圖8—8，9），位于鉸合綫下中央三角槽內，每瓣各一，总称內韌帶槽。

內韌帶由纖維狀角質和鈣質骨針組成，具有緊縮的功能，就是有受压彈性。当閉肌使壳閉合时，粗外韌帶的外層伸張而內層緊縮；反之，当韌帶將壳張开时，韌帶外層緊縮而內層伸張；內、外層之間有一緩衝帶，即当壳开閉时，該处不受影响，毫无伸縮作用。

Arca transversa Say 垂直于喙后鉸合綫的切面。上：×6，示三条彈性韌帶及附着基面的綫狀韌帶；下：×2，即上圖 a—b 切面。

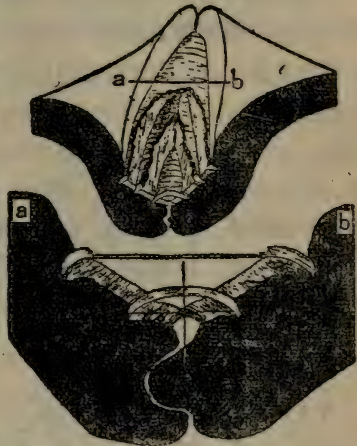


圖 8—21. 全帶型及 C 字形內彈簧式韌帶

內、外韌帶是在瓣鰓綱不断發育中才發展起來的。初期它可能是壳質的一部分，后來才逐漸分化。有的代表如*Mactra*(馬珂蛤）具有內韌帶和外韌帶而且外韌帶常与內韌帶相連接。原生韌帶位于喙的下面或在喙前与喙后；当繼續發育时，原生韌帶才集中到喙的后面。

兩瓣背緣（鉸合綫）具有牙及牙槽；以为鉸合之用。牙、牙槽以及某些有关構造总称为牙系。少数是沒有牙系的。牙系类型对于鑑別化石与現代瓣鰓綱甚为重要，其中較重要的类型分述于后。

奥陶紀瓣鰓綱即已具有牙和牙槽。牙系、在最早階段只僅是基綫上一系列不規則的凸凹構造。接着就分化为二种牙系类型：第一种是櫛牙（taxodont, ctenodont)，即牙的排列是集向壳中心，例如 *Ctenodonta*（櫛牙蛤）及*Nucula*（灣蛤）

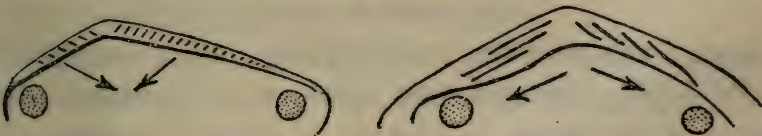


圖 8—22. 左—櫛牙（taxodont）；右—輻射櫛牙（actinodont）

（圖8—22）。

第二种是輻射櫛牙（Actinodont）即牙的排列是以喙放射出去，例如 *Actinodonta*及*Lyrodesma*（圖 8—22）。

櫛牙型牙系似乎沒有進一步分化而是保守至現代，因为現代許多櫛牙目(taxodonta)屬种都具有这个类型；反之，輻射櫛牙型牙系進行了一系列的分化。早期的牙系在中央的牙短且肥厚而外側或后方的牙瘦長。自此分兩个方向变化(1)牙齒数目減少；（2）保存的牙齒变大而突出。逐步分化，牙系便由主牙与側牙組成一主牙位于韌帶下方，側牙則位于韌帶范圍之外。瓣鰓綱大多数屬于这个类型。在古生代的僅有主牙，沒有側牙，称前異牙型（圖8—23）；古生代以后發育主牙和側牙，称異牙型（圖8—24），典型例子如*Venus*（簾蛤）每瓣的中央牙分为前后兩支。牙有时无定型，称为裂牙型，是从輻射櫛牙分出的分化不大的类型，例如*Myophoria*（褶翅蛤）及*Trigonia*（三角蛤）。

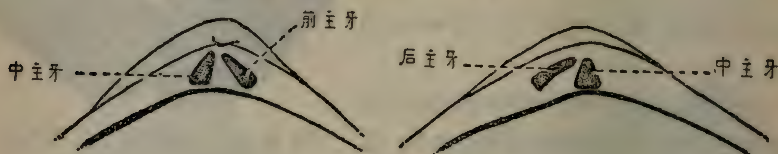


圖 8—23. 前異牙型牙系

左：右瓣；右：左瓣

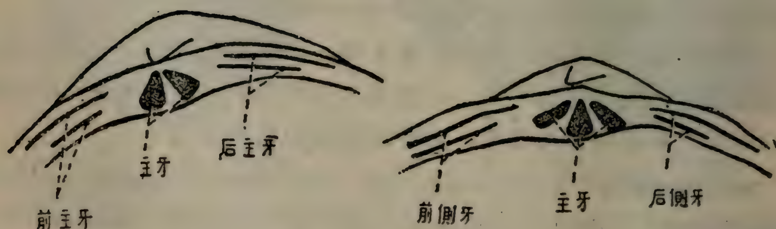


圖 8—24. 異牙型牙系

左：*Lucina*；右：*Cyrena*

描述輻射櫛牙及異牙牙系时，可以簡單記号表示。例如*Cyrena*的異牙牙系是 $\frac{\text{右}-\ 3a-1-3b\ \ -}{\text{左}-\ -2a-2b-4b-}$ 公式中阿拉伯数字代表主牙，自牙系中部算起，單数指右瓣的牙，双数指左瓣的牙；*a*是位于喙前的，*b*是喙后的。数目間的(—)号代表牙槽。平行于鉸合綫的兩端短綫为側牙。

櫛牙、異牙和裂牙是三个比較常用的牙系名詞。此外，还有好多名詞代表各种特別形式：（1）同牙型（isodont），即每瓣各具有二个牙，例如 *Pecten*（海扇）及*Spondylus*（海菊）（圖8—25），發育不好，可能是从喙部附近的放射綫內卷而成的；（2）环牙型(cyclodont)，即从喙下伸出的弯曲的牙，如 *Cardium*（鳥蛤）等等（圖8—25），（3）厚牙型，即特化的長巨牙（圖8—25）；（4）弱牙型，即牙系不發育（圖8—25）。

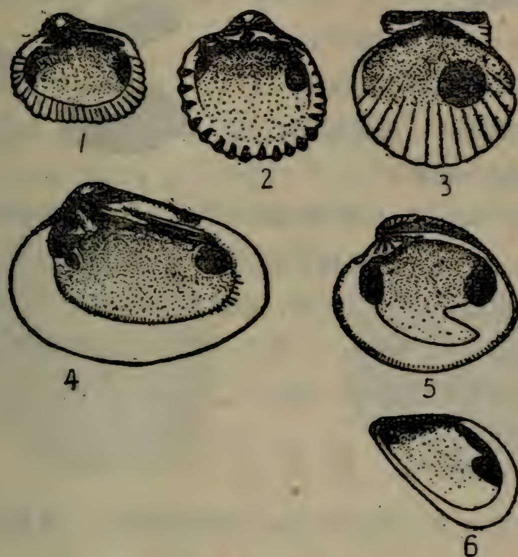


圖 8—25. 1—*Arca*（櫛牙及同柱）； 2—*Cardium*（环牙及同柱）；3—*Pecten*（同牙單柱）； 4—"*Unio*"（裂牙及異柱）；5—*Venus*（異牙及同柱）； 6—*Mytilus*（弱牙及異柱）

分类 瓣鰓綱的分类根据很多，主要的有下列各种：

1.鰓及軟体的構造——动物学家据此而分五目：原鰓目、絲鰓目、假瓣鰓目、眞瓣鰓目和隔鰓目。由于化石上沒有什么構造反映鰓的类型，这种分类顯然不适用于古生物学。

2.鉸合構造——这是許多古生物学家划分本綱的主要根据。

3.肌肉的数目和性質——据此可分（1）單柱目和（2）双柱目（又分同柱亞目与異柱亞目）。由于化石上有肌肉痕，这也是很适用的根据之一。

兹根据牙系、肌肉痕等構造提出簡單分类如次：

第一目 櫛牙目（Taxodonta）

同柱类，具有完好的外套綫，有时具發育不全的外套弯，金屬海相。奥陶紀—現代。



圖 8—26. *Nucula* sp. 牙系及內韌帶槽
1—背視；2—右視；3—左內視

Ctenodonta Salter（櫛牙蛤）壳橢圓或三角形，具同心圓壳飾；很多橫跨鉸合綫的短牙，分成兩排；具外韌帶。奥陶紀—志留紀。

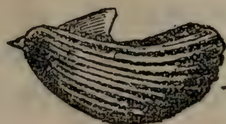
Nucula Lamarck（弯錦蛤）（圖 8—26）壳形、壳飾和牙系近似櫛牙蛤，但有喙下的內韌帶槽。志留紀—現代。

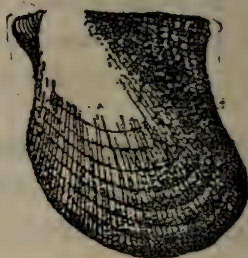
Arca Lamarck（魁蛤）（圖 8—11）具有輻射壳飾和无数斜交于鉸合面的短牙（三叠紀—現代）。

第二目 弱牙目（Dysodonta）

柱类或異柱类，大多数用絲足附着他物上。絲足發育的，在壳前翼下有絲足缺口，因此兩瓣仍能緊密地閉合。奥陶紀—現代。

Pteria scopoli（=*Avicula* Brug）（燕蛤）（圖 8—27）壳斜形，后腹部擴大；鉸合綫直，兩端成展翼狀（前翼和


圖 8—27. *Pteria contorta*（Portl）上三叠紀


圖 8—28. *Pterinea* sp.

后翼）；兩瓣大小不等，左瓣凸，右瓣較扁平且具絲足缺口；三角形外韌帶位于喙下三角基面的中部；古生代代表的牙齒發达，自喙部向前后散开；現代代表的牙齒不發达；壳飾成同心脊或放射脊。志留紀—現代。

Pterinea Goldf.（翼珠母）（圖8—28） 壳形与Pteria相似；全帶型，鉸合面寬長；前牙微弱，橫列；后牙長，平行于鉸合綫；后肌痕大，前肌痕小，但很顯著。奧陶紀—石炭紀；其中志留紀、泥盆紀尤多。

Pseudomonotis Beyrich（假髻蛤）（圖8—29） 右瓣平，前翼不發育或微小，泥盆紀—白堊紀。

Halobia Bronn（=*Daonella* Mojs）（魚鱗蛤）（圖8—30） 兩瓣大小相等，兩翼不發育或僅具弱的前翼。三叠紀特別繁殖。



圖 8—29. *Pseudomonotis* sp.

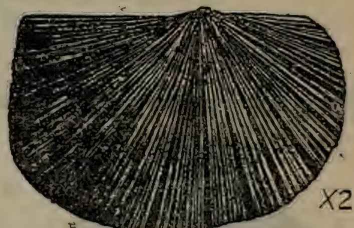


圖 8—30. *Halobia* sp.

Pecten Müller（海扇） 壳近圓形，右瓣凸，左瓣平或平凹，均具放射褶；前后翼大致相等。右瓣前方具絲足缺口。第三紀—現代（圖 8—14）。

Ostrea Linne（牡蠣）（圖8—15） 固着生活，故外形不規則，左瓣特別大，右瓣复盖狀；壳厚；牙齒不發达；具不規則放射褶或同心褶。石炭紀—現代。

Gryphaea Lamarck（鷹喙蛤） 左瓣強烈凸出，喙部弯曲；右瓣复盖狀；幼年期固着，成年期移动。侏罗紀—現代（中生代为主）。

第三目 前異牙目(Pre-heterodonta)

兩瓣大小相等，前后不对称，同柱类；外套綫完整，无外套弯。壳內層眞珠質或瓷質。前異牙型牙系，即僅有主牙而沒有前后側牙；韌帶屬后帶型，泥盆紀—現代。分二亞目。

Myophoria Bronn(褶翅蛤)(圖8—31) 橢圓形或三角形；喙向前；同心粗綫或放射脊(三叠紀的种)。泥盆紀—三叠紀。



圖 8—31. *Myophoria radiata* Loczy 中三叠紀，貴州

Trigonia Brug.(三角蛤)(圖 8—32) 壳飾突出，喙向后；牙齒側面上具有橫鋸齒。三叠紀—現代。

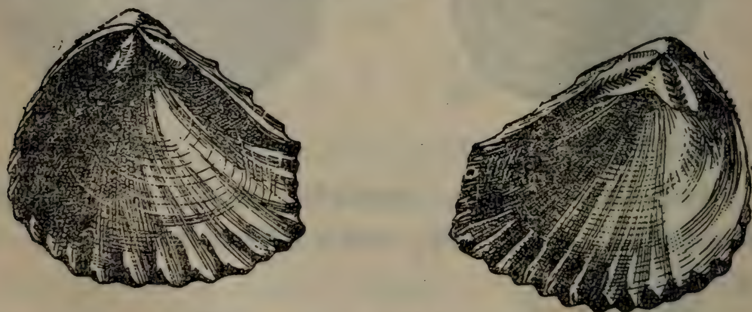


圖 8—32. *Trigonia* sp.內部構造

左—右瓣；右—左瓣

Unio Philipsson(河蚌) 表層薄；喙向前；壳表光滑，具同心紋、同心溝或偶具体刺；鉸合綫具无定形的、放射假主牙及側牙；外韌帶；无套弯；淡水代表。三叠紀—現代(圖 8—33)。

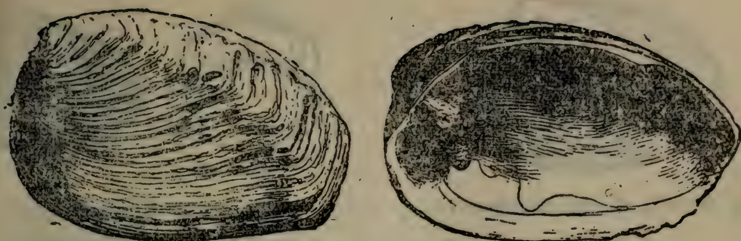


圖 8—33. *Unio stachei* Neumayr. 上新世
左一左瓣外視 右一右瓣內視

第四目 異 牙 目 (Heterodonta)

兩瓣大小相等或不等; 同柱类; 外套弯或有或无; 壳內層瓷質; 牙系由主牙、前側牙及后側牙 (或无后側牙) 組成; 后韌帶型, 一般屬外韌帶, 但偶有內韌帶。壳飾多样。侏罗紀一現代。分二亞目。

滿月蛤亞目 (Lucinacea) 一牙系公式:

$$\frac{-\ 3a\ -\ 3b\ -\ -}{-\ -\ 2\ -\ 4b\ -}$$

Cardium Linn (鳥蛤) (圖 8—25)　圓形, 壳面全被以放射脊。三叠紀一現代。

Lucina Brug (滿月蛤)　圓形, 双凸或透鏡狀, 常具前新月面; 多具同心細綫, 偶有放射紋。三叠紀一現代。

硯牙型亞目 (Cyrenacea) 一牙系公式:

$$\frac{-\ 3a\ -\ 1\ -\ 3b\ -\ -}{-\ -\ 2a\ -\ 2b\ -\ 4b\ -}$$

Cyrena Lamarck(硯) (圖8—34, 35)　淡水產, 同心綫壳飾; 壳緣光滑; 外套綫完整, 无外套弯; 前后側牙發达。侏罗紀一現代淡水產。

Corbicula Megerle(圓硯)　壳較小于 *Cyrena*; 側牙具小鋸齒。始新世一現代。

Venus Linne (簾蛤) (圖8—12, 25)　同心綫顯著, 偶有放

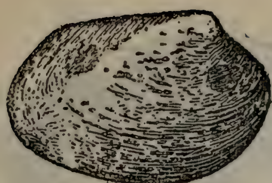


圖 8—34. *Cyrena hupehensis* Grabau

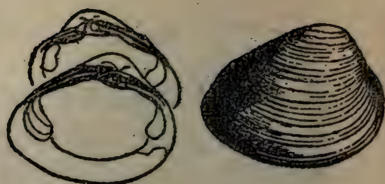


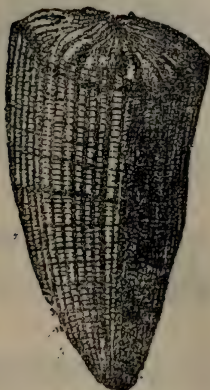
圖 8—35. *Cyrena* sp.
左瓣內部及右瓣外視

射紋，鱗狀；壳緣鋸齒狀；側牙不發育；外套弯尖小。中生代—現代。

第五目 厚 牙 目

特化的瓣鰓类，一般以左瓣附着海底，右瓣成盖狀。牙系及筋肉均特殊化。

Hippurites Lamarck（馬尾蛤）（圖8—36） 右瓣（下瓣）固着，圓錐狀，左瓣（上瓣）复盖狀。牙系及肌肉痕都特殊化。上白堊紀。



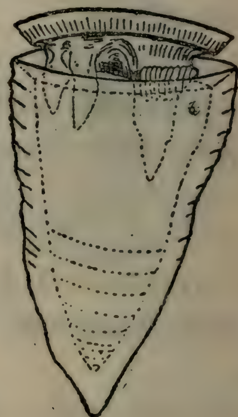


圖 8—36. *Hippurites gosaviensis* Douv. ×1/2 上白堊紀，奧地利
左—外形；右—透視圖，示內部厚牙及分隔特点

第六目 貧牙目（Desmodonta）

古生代貧牙目壳薄，具外套弯；有外韌帶，没有牙齒；喙偏前方；壳光滑，或僅有同心綫。泥盆紀—二叠紀。例如 *Edmondia*具有斜卵形壳。泥盆紀—二叠紀。

中生代貧齒目具有鉸合構造。例如 *Pleuromya* 在喙下鉸合面上有舌狀突起，左右瓣的突起互相夾緊；后韌帶型。三叠紀—白堊紀。

Mya Linne（海螂）（圖 8—5，9） 左喙下具韌帶匙为內韌帶附着处。第三紀—現代。

貧牙目的水管極度發达，壳前方及后方叉張开，兩瓣已不必經常开合，牙系不用而廢退，因之，貧牙目是适应特殊生态—挖掘生活—的結果。

生　态　現代瓣鰓綱絕大多数屬水生生物，适应于淡水、半鹹水和海水各种不同环境，在各种水体中都大量產出。典型生活是底棲的，但又有各种活动方式，有的自由运动，以足挖泥，留下印痕；有的挖入軟泥之中，全賴一長水管維持对流；更有的鑽入岩石或木头間；有的又暂时或半固定地以絲足把自己懸掛起來，或直接附着他物上（圖 8—15）。少数成虫营游泳生活。現代屬多產于海水，但适应于水深和其他生活条件的能力各有不同。有的生活在潮汐动盪地帶，有的分佈于大陸棚及大陸坡上，而深水代表則能在10,450米深处活动。

海洋瓣鰓动物主要賴洋流散佈游泳的幼虫。淡水小蚌科的某些寄生幼虫寄生在魚类而得到傳佈。

挖穴与鑽孔的瓣鰓动物吞食大量泥砂、碎木，这些泥砂、木屑在通过腸胃之后，發生物理的和化学的变化，因而促成海底物質的微細改变。

瓣鰓动物在取食与居住方面有和其他动物相依为命的現象。某些居住在甲壳綱或蠕虫类的鑽孔內，有的長在棘皮动物的壳上。

瓣鰓动物的壳，是各种底棲生物附着的良好处所，因此往往在壳上可以發見藻类、虫管、苔蘚虫硬体、小牡蠣等被复着。

化石記錄說明过去地史的瓣鰓类和現代的同样曾經歷各种生活方

式。

地史分布 最早的瓣鰓类出現于奥陶紀初期，例如 *Ctenodonta*（櫛牙蛤）它們是小的簡單的壳。奥陶紀中期和末期許多屬种繼起，構成底棲生物的重要成員。志留紀、泥盆紀时有大的壳。泥盆紀开始有淡水代表、石炭紀、二叠紀則有大量半鹹水的屬种。

瓣鰓綱在古生代末經歷巨大的变革，三叠紀时許多古老的屬絕滅，代之而起的是許多新屬，其中有的持續發育以至現代。总之，自三叠紀起瓣鰓綱逐漸呈現新的特点。

石炭紀以前的瓣鰓化石一般保存为印模、內核等；反之，石炭紀及以后的代表較多保留，这是因为前期壳屬霰石質而后期屬方解石質。霰石是比較不穩定的碳酸鈣，容易溶去而方解石較为穩定，它通过整个石化过程，但不至溶尽。石炭紀起介壳少数可有保留。白堊紀时刺偏口蛤（*Chama*）及厚壳蛤繁殖，以至造成生物礁。許多屬局部繁殖，壳体堆積很多，終于構成岩石。*Gryphaea*（螺蠣）、*Exogyra*（弯喙蝶）丰產于侏罗紀及白堊紀。牡蠣自白堊紀起發展直至現代。

总之，古生代瓣鰓类由于壳質保存不易，鑑定困难，因此瓣鰓綱一般不能算为好的标准化石，特别是泥盆紀以前的代表。古生代后期及以后才發現相当多的良好标准化石。

我國瓣鰓动物的發展概况 奥陶紀开始有全帶型的近稜心蛤（*Cypricardinia*），志留紀有裂牙类的（*Pterinea*）（翼珠母）及櫛牙目的 *Nuculana*；石炭紀起等肌类特别發育，如刺海扇、飛海扇等以及裂牙目的（*Pseudomonotis*）（假髻蛤）等大量出現，但和其他无脊椎动物比較，不是很好的标准化石，而是較好的指相化石。中生代开始裂牙目的 *Daonella*（魚鱗蛤）及 *Myophoria*（褶翅蛤）繁殖，其特别种可作为三叠紀的分帶化石，特别重要。侏罗紀除西藏外，是陸相成煤时期，海產瓣鰓綱絕跡，僅有淡水代表。白堊紀起有淡水的蚌及蜆，華北及西北中生代地層中有时丰產。新生代的若干淡水瓣鰓类則多与現代屬种相差不远，且有若干重要代表。

瓣鰓綱代表屬的时代分布

目 屬 \ 时代	寒武紀	奥陶紀	志留紀	泥盆紀	石炭紀	二叠紀	三叠紀	侏罗紀	白垩紀	老第三紀	新第三紀	第四紀	現代
櫛牙目		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Ctenodonta		—	—										
Nucula			—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Arca							—	—	—	—	—	—	—
弱牙目		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Pteria (=*Avicula*)			—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Pterinea		—	—	—	—								
Pseudomonotis				—	—	—	—	—	—				
Halobia (=*Daonella*)							—						
Pecten										—	—	—	—
Ostrea					—	—	—	—	—	—	—	—	—
Gryphaea								—	—	—	—	—	—
前異牙目				—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Myophoria				—	—	—	—						
Trigonia							—	—	—	—	—	—	—
Unio							—	—	—	—	—	—	—
異牙目							—	—	—	—	—	—	—
Cardium							—	—	—	—	—	—	—
Lucina							—	—	—	—	—	—	—
Cyrena								—	—	—	—	—	—
Corbicula										—	—	—	—
厚牙目								—	—				
Hippurites									—				
貧牙目				—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Edmondia				—	—	—							
Pleuromya							—	—	—				
Mya										—	—	—	—

第三綱 腹足动物綱（Gastropoda）

一般結構 腹足动物分佈極广，水生（海水、半鹹水、淡水）及陸生均有。習見的如蝸牛、田螺、海螺等。

腹足动物的身体可分三部：头、足及內臟囊（圖8—37,2—3）。內臟囊外被外套膜，外套膜分泌一个螺壳。許多成長螺的身体由于部

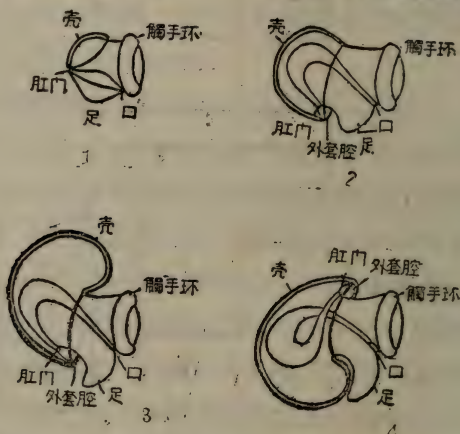


圖 8—37. 腹足动物个体發生史（側面）

1,2,3—歆体扭曲前各階段；4—歆体扭曲后情形

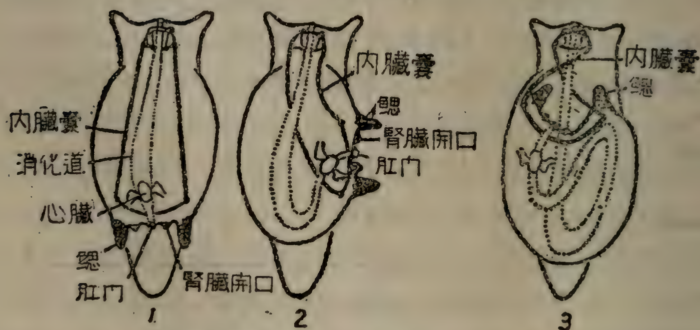


圖 8—38. 腹足动物个体發生階段（背視）

1—歆体扭曲以前；2—扭曲中；3—扭曲完成；鳃向前，神經系及消化管略成8字

分軟体扭轉而形成不对称，但个体發育早期的基本構造仍然是兩側对称，像其他軟体动物一样。

头部顯著，口位于腹面，头上有眼一对且常具柄，触角1—2对。口內为口腔（喉道），中含几丁質齒舌，齒舌上裝着横列的小牙，为咀嚼食物之用。牙的数目、排列和形狀各有不同，但在同类的代表中是类似的，因此齒舌是現代腹足动物的重要分类根据之一。

某些腹足动物在口腔背面还有角質的顎，与腹面的齒舌相对，它們一起是撕裂食物的器官，还可用以鑽入其他介壳之內（酸蝕法）。

足部位于头后腹面，是典型的扁平爬行器官。底棲的以足爬行，但浮游的如翼足目（Pteropoda）的足变为双翼狀。

內臟囊包括各种內臟器官（消化管、肝、腎、鰓等）。多数腹足类在个体發生中，为了避免逐漸擴大的軟体及外壳，对后部器官（尤其鰓及肛門）所施的压力，每沿一平面向前扭轉，因而引起身体的不对称。不对称的軟体和螺壳便是本綱的基本特征（圖8—37，38）。

据多数学者的意見，腹足綱假想的祖先是兩側对称的(圖8—1)，其后端內臟囊有一个心室和兩个側心耳以及成对的鰓、腎臟等。肛門也位于后端。具有一个碗狀的背壳。在腹足綱的演化过程中，內臟囊以及外套膜开始發达，壳也增大，成为高圓錐形。这种壳妨碍軟体动物的运动，因此壳随着軟体增長，开始在沿一个平面逐漸呈螺旋狀捲曲，終于移置于身体的前端。螺旋壳与圓錐壳同样大时，并没有錐形壳那样高，自然对軟体动物的活动較少妨碍。

消化管在幼年期近直管，口、肛对立。但成年期由于軟体后部內臟囊向前扭轉，消化管曲成环狀而使肛門位于头之上方。

肝、腎及某些腺体一般是集結于消化道后部，但由于軟体扭轉，它們的位置也改变了。除了最原始的代表，心臟僅有心耳、心室各一，血液通过复雜的血管而循环。少数賴外套膜呼吸，多数用鰓或肺呼吸。鰓基本上是成对的，但由于身体扭轉，許多失去右鰓。鰓片狀、羽毛狀，位于外套腔。适应陸地生活的腹足动物（有肺目）没有鰓，外套腔內飽含血管，背肝的功用。若干有肺目重新适应于水中生活，但仍用肺呼吸；它們經常浮至水面，直接通过皮膚呼吸空气。为了鰓的清洗，必須有流水通过外套腔。通常，水自外套膜前部腹方流進，因而冲洗鰓，以及套腔中雜質，然后排出腔外（圖 8 —39）。許多特殊結構的發育可分隔

清、濁水流；例如，某些代表在外套膜前部發育一条水管，以便水流入套腔之內。这种水管类似瓣鰓动物的水管，具有水管的腹足动物其螺壳上也有相应的構造（圖 8 —40）。

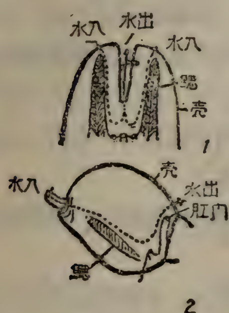


圖 8—39. 腹足綱的鰓与水流的关係
1—左右鰓完整；2—右鰓消失



圖 8—40. *Knightites multicoronatus*（石炭紀）壳形及軟体各部关係
箭头示水流方向

大多数海產腹足动物是雌雄異体的，陸地屬种則屬雌雄同体。受精的卵發育为幼虫而后成为成長体。

螺壳　一个完整的螺壳由尖端小的胚壳及壳体本部組成。胚壳一般光滑，和壳体本部十分不同。

幼虫期的螺壳是一个碗狀石灰質板，壳質沿整个边緣分泌，但身体發生扭轉之后，前緣分泌快，后緣分泌緩，因而壳体沿一平面包旋。除了神螺科（Bellerophonidae），这种包旋作用的过程很短促，而跟着形成蝸牛式的旋曲。因此胚壳一般經过三个階段（1）簡單的碗狀板；（2）平旋式；（3）蝸牛旋式。某些下寒武紀的腹足类（*Scenella*）具碗狀螺壳，就像現代螺壳第一階段的胚壳。成長螺壳的最后形式取决于壳質增長的方法（圖 8 —41）。

螺壳內一般是不分隔的空壳。壳旋軸一周称为螺环，最后旋成的螺环，称体环。除去体环的螺壳全部称螺塔，兩个螺环的接触綫，叫縫合綫。縫合綫可与其他壳面平，或較凹凸。壳的开口称壳口，可有

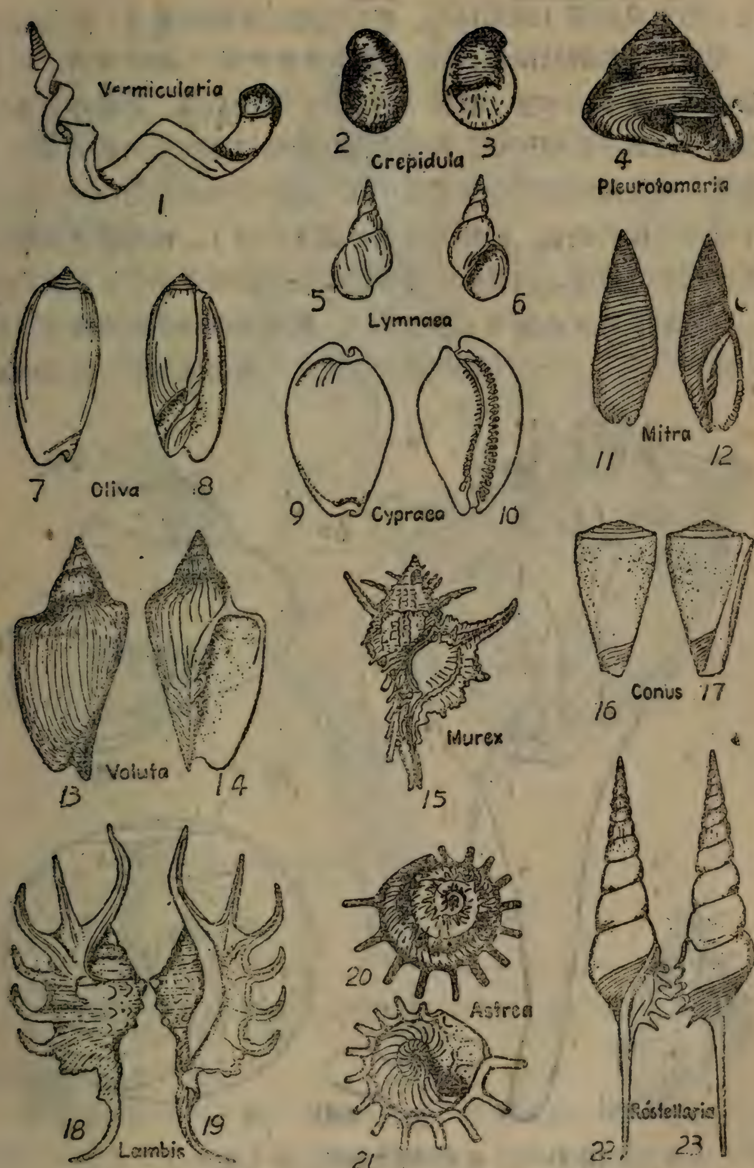


圖 8—41. 腹足綱的各种螺壳形狀（据 Shrock 及 Twenhofel）

口蓋（角質或鈣質）或无口蓋。壳口周圍的外緣称外唇，其內緣称內唇。壳口前方的溝狀缺口，是原來進水水管的所在，称为前溝；后方的溝狀缺口是原來出水管（肛管）的所在，称为后溝。外唇中央有时呈一裂口，是原來肛管所在。在螺壳上，此裂口逐漸为壳質所填补，即成裂帶。螺旋部的意想中軸有时中空，这种壳称有孔壳（或有臍壳）；如中軸为緊接的壳質，則称无孔壳（圖 8—42）。軸部有时具褶皺，是肌肉附着的痕跡。內唇由于外套膜叠复分泌更多壳質，可成內唇結繭。螺塔塔頂角度（頂角）各有不同。其他構造和各种壳飾可見綜合圖（圖 8—43）。大体上講，原始腹足动物的壳飾簡單；較高級的，

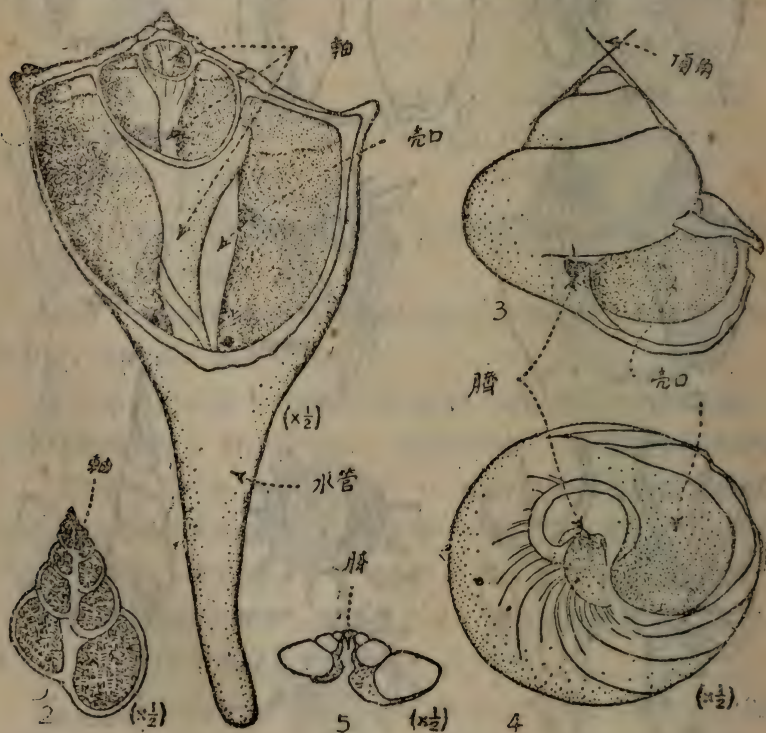


圖 8—42. 腹足綱螺壳構造（据 S.及 T.）

1,2—有軸螺壳；3—右旋壳；4—同上臍面；5—有臍壳（有孔壳）

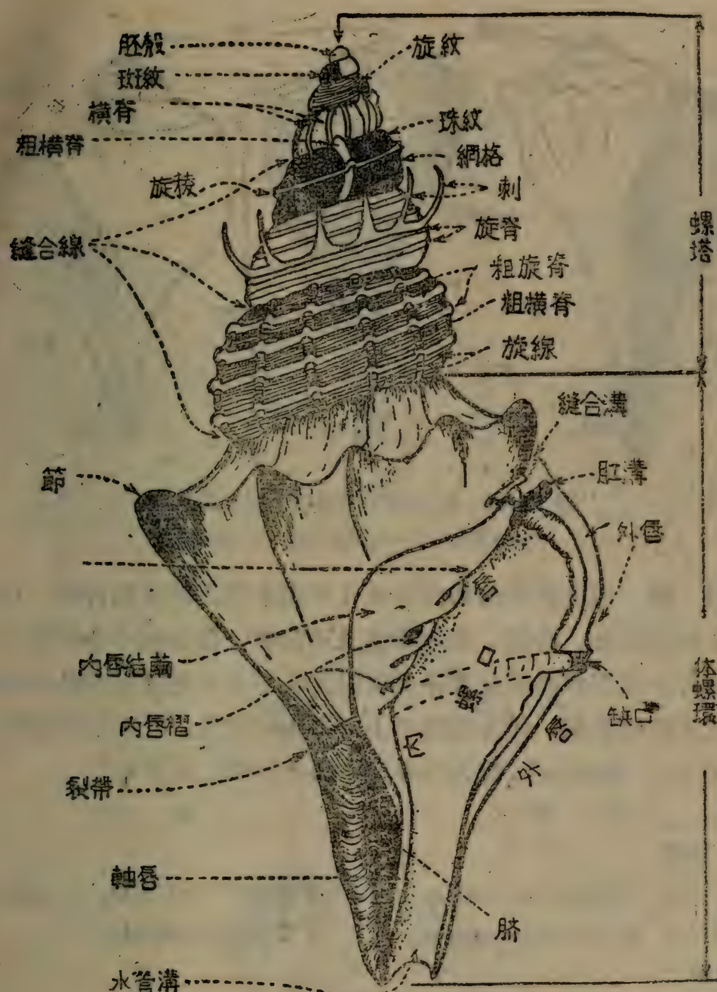


圖 8—43. 腹足綱各部構造及螺紋綜合圖（据S.及T.）

壳飾複雜，也有例外。

螺环横切面各有不同，其頂面或平，或凹或凸。將壳頂朝上，壳口朝下；若壳口在观察者的左方，叫**左旋壳**，壳口在观察者右方叫**右旋壳**（圖 8—44）。



圖 8—44. 腹足綱螺壳構造（据S.及T.）

1—左旋壳；2—左旋壳背面；3—右旋壳

分　类　現代腹足动物的分类几乎完全根据軟体的性質，如呼吸器官、神經系統、心臟、生殖器官及齒舌等；僅在較小分类單位，如科、屬等才应用螺壳特征为分类根据。有不少人把腹足綱分为曲神經亞綱及直神經亞綱，但古生物学上不用此分类法。近來趋势是按Thiele，Wenz，和Knight 等人的分类（圖 8—45）如下表*：

分　类	时　代
原腹足亞綱	
第一目　犬牙壳目 Cynostraca	下寒武紀——石炭紀；? 二叠紀
第二目　旋壳目 Cochliostraca	下寒武紀——奥陶紀
前鰓亞綱	
第一目　古腹足目（楯鰓目）Archaeogastropoda（Aspidobranchia）	上寒武紀——現代
第二目　中腹足目（Mesogastropoda）（Taenioglossa）	下奥陶紀——現代
第三目　新腹足目（Neogastropoda）（Stenoglossa）	奥陶紀——現代

后鰓亞綱

第一目　肋腸目（Pleurocoela）　　石炭紀——現代

第二目　翼足目（Pteropoda）　　？下寒武紀——？二叠紀；白堊紀——現代

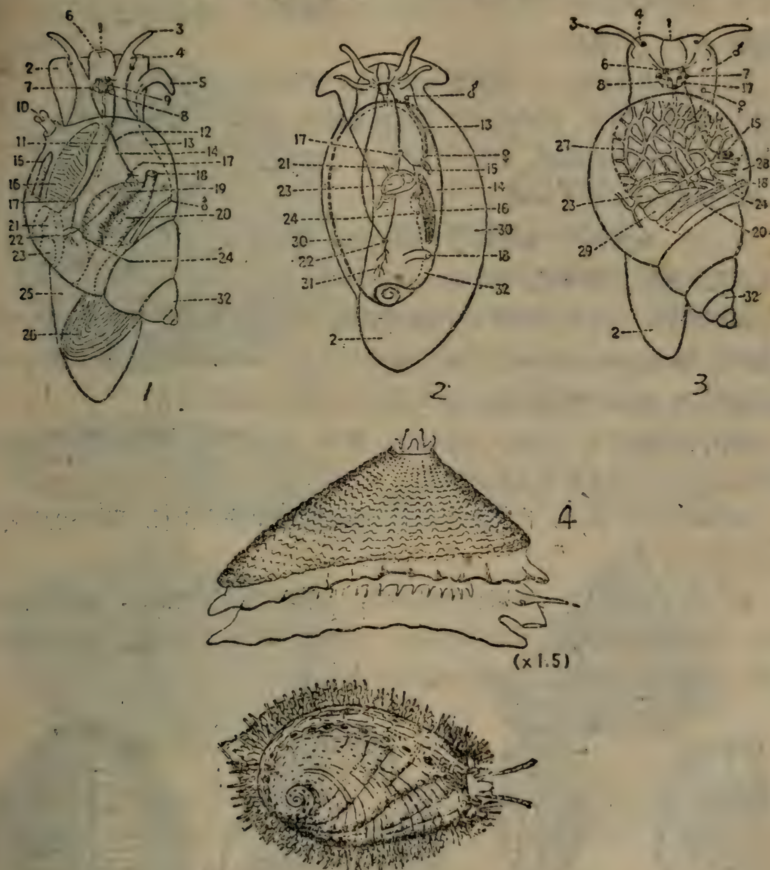


圖 8—45. 腹足綱亞綱圖解（重要部分）（据S.及T.）

1—口；2—足；3—触角；4—眼；6—腦神經結；7—胸神經結；8—足神經結；9—平衡器；10—水管；11—12 神經索；13—生殖管；14—外套腔；16—鰓；18—肛門；20—直腸；21—心耳；25—足；26—壳蓋；29—腎；32—壳

1—前鰓亞綱；2—后鰓亞綱；3—有肺亞綱；4、5前鰓兩个代表，示壳与軟体关係

第三目　(Sacoglossa)　　　　　　　　　現代

第四目　无腸目 (Acoela)　　　　　　　始新世——現代

有肺亞綱　　　　　　　　　　　　　　石炭紀——現代

原腹足亞綱——出現最早的絕滅的腹足綱，壳圓錐形或平旋；可能未經过扭轉作用，因此可認为近于原始軟体类型。下寒武紀—石炭紀；(？)二叠紀。

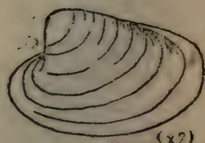


圖 8—46. *Scenella* sp Billings 下寒武紀，華北

第一目　犬牙壳目——壳形簡單圓錐狀，壳面光滑或具生長綫及橫脊。認为是最原始的腹足动物，可能接近于軟体母型的結構。絕滅于石炭或二叠紀。*Scenella* Billings (圖 8—46)。

第二目　旋壳目——包括最早的螺旋壳，出現于下寒武紀，滅絕于奧陶紀。*Pelagiella* Matthew。

前鰓亞綱——主要是海產，內臟囊經扭轉，因而鰓及肛門移至前方。在最簡單的超科如 Pleurotomariacea (可能还包括Bellerophontacea) 鰓是成对的 (圖8—40)；但其他超科，由于內臟囊扭轉，右鰓及其他右側器官都不發育。

螺壳多屬蝸牛式，右旋，少数杯狀，碟狀，或牛角形。簡單的没有裂口，較進化的具裂口，常具角質或鈣質口蓋。

前鰓亞綱包罗最广，自寒武紀末期起每紀都留下許多化石，現代代表仍多，可分三目如下：

第一目　古腹足目　最原始的前鰓类，多数古生代代表屬之。螺壳結構很多变化，但裂帶普遍存在，口蓋或有或无，最早螺壳見于上寒武紀。本目主要是海生的，現代海洋仍繁殖，少数生于淡水及陸地上。



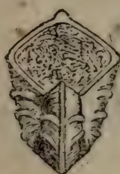
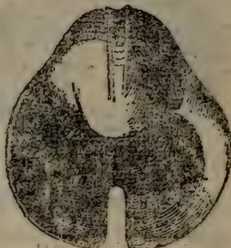


圖 8—47. *Cyrtolites ornatus* Conrad 奧陶紀，北美，(原大) 左—臍視；右—口視



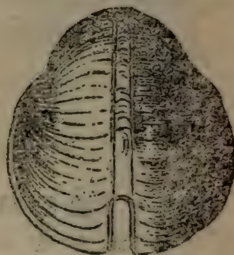


圖 8—48. *Bellerophon bicarenus* Léveillé 下石炭紀，比利时

Cyrtolites Conrad (圖 8—47) 平旋螺壳，对称面上生一尖稜，兩側有时也呈旋稜，故螺环横切面近四方形；无裂帶。奥陶紀。

Bellerophon Montfort (神螺) (圖8—48) 壳包旋，近球形，左右对称，对称面上具有裂口和裂帶。位裂帶內生長綫是向后弯的弧形；壳面僅有生長綫。奥陶紀—三叠紀。

Ophileta Vanuxem (蛇捲螺) (圖8—49) 壳較小，圓錐形至低圓錐形，不对称。螺环横切面略成三角形，上面壳壁平，外側圓，底面有寬凹臍。奥陶紀。

Pleurotomaria Sowerby (翁戎螺) (圖 8—50) 壳高圓錐形，外唇有平行于縫合綫的缺口及裂帶；臍或有或无。嚴格講本屬出現于中生代至現代。旧文献上所列古生代的翁戎螺多数是錯誤的。



圖 8—49. *Ophileta Complanata* Vanuxem 下奥陶紀，美國紐約州
1—頂視；2—側視；3—斜底視

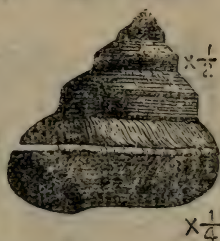
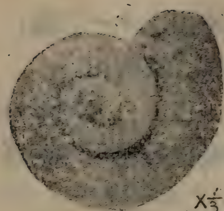
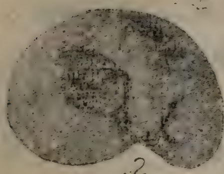


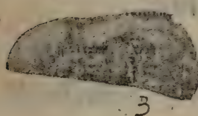
圖 8—50. *Pleurotomaria subscalaris* Deslongchamps ×1/4

Maclurites Le Sueur(馬氏螺) (圖 8—51) 壳大，平旋但不对称，因一面平而另一面凸，臍顯著，臍壁陡立，螺环外側傾斜。奥陶紀。

Euomphalus Sowerby (圖 8—52) 螺壳低錐形至盤形，具寬







臍。螺塔低平，或甚至低凹；螺环上面中部具旋稜；外唇上边具凹緣。志留紀至三叠紀，而石炭紀最多。

Strombus Linne（鳳凰螺）（圖 8—53）壳近橢圓，具刺；螺塔僅有数环，体螺环大。螺

圖 8—51. *Maclurites magnus* Le Sueur×$^1/_4$
1—底視；2—頂視
3—橫切面



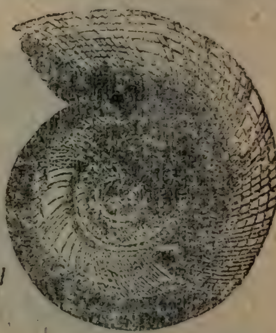


圖 8—52. *Euomphalus cavillus*（Sowb.）石炭紀，爱尔蘭
左—頂視；右—底視

口延長，前緣割切狀，后溝顯著，外唇展翼狀。白堊紀—現代。



圖 8—53. *Strombus crassilabrum* Zittel白堊紀，奧地利×1

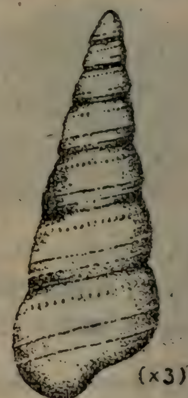


圖 8—54. *Acanthonema* sp.

第二目　中腹足目　包括許多化石与現代种屬：海水、淡水及陸相均有。壳无眞珠層，一般蝸牛式，也呈碗狀；大多數口緣完whole，沒有水溝缺口。奥陶紀—現代。

古生代代表屬：*Acanthonema* Sherzer et Grabau（圖 8—54）；*Meekospira* Ulrich et Scofield（圖 8—55）。



圖 8—55. *Meekospira* sp.



圖 8—56. *Cypraea stercoraria* Linnè現代

中生代及新生代代表屬：*Crepidula*（舟螺）（圖 8—41）；*Cypraea* Linné（宝貝螺）（圖8—56）。

第三目　新腹足目　包括許多習見的現代屬，如*Murex*（骨螺）（圖8—57）；*Fusus* Lamarck（圖8—58）；*Voluta*（蝸螺）（圖8—41）；*Conus*（雞心螺）（圖8—41）等。具角質口蓋，口緣有水管缺口。可能自奥陶紀初期出現。

后鰓亞綱　僅有鰓、腎、心耳各一，鰓位心的后方，有的賴外套膜表面呼吸；神經索重新变直；雌雄異体，全部海生。

螺壳小，比較簡單，一般沒有口蓋。自寒武紀开始，化石甚少。

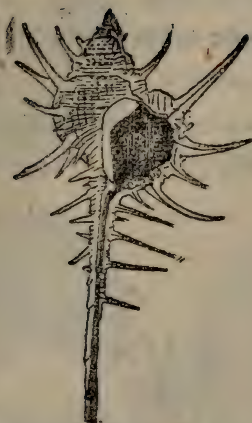


圖 8—57. *Murex tenuispina* Lamarck（現代）



圖 8—58. *Fusus longirostris* Broch中新世，奧地利

翼足目是比較重要的，可能包括下列化石:

Hyolithes Eichwald（軟舌螺）（圖 8—59）殼小直錐形，橫切面三角或橢圓形，背面平，其前方突出，僅有生長綫散布。下寒武紀一二叠



圖 8—59. *Hyolithes elegans* Barrande 奧陶紀，德國

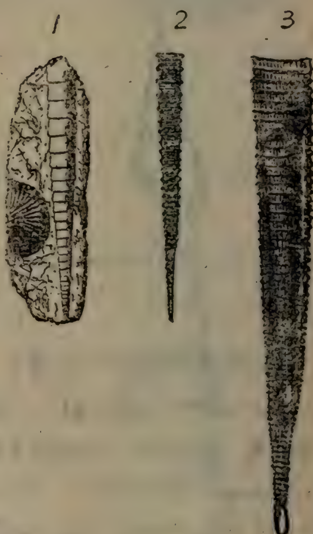


圖 8—60. 1—*Tentaculites scalaris* Schlotheim（奧陶紀，柏林）2—*T. ornatus* Sowb.（中志留紀，英國）。3—*T. acuarites* Richt.（志留紀，德國）

紀。

Tentaculites Schlotheim（竹節石）（圖 8—60） 壳直，圓錐形由内外二壳層組成：外厚，内薄。奥陶紀—泥盆紀；丰產于志留紀及泥盆紀。

有肺亚綱 无鰓，但有肺，营空中或水中呼吸。包括多数陸地蝸牛及淡水螺。成長体大多数沒有口蓋，有的螺壳較小，甚至消失。本亚綱在腹足綱中数量居第二位，已描述的种达 7000，其中6300 是現代的，700 是化石的。最早的有肺亚綱出自中—上石炭紀，但白堊紀后期以前化石很少。例如：

Planorbis Guettard（扁卷螺）（圖 8—61） 螺壳小，平旋，螺口斜，唇薄而簡單，螺塔凹陷，壳面有生長綫，无肩角。侏罗紀—現代。



圖 8—61. *Planorbis* sp.

Helix Linné（蝸牛）（圖 8—62） 螺壳半球形、圓錐形或錘形，形狀变化頗大；螺口斜，新月形或圓形。新生代及現代丰產。

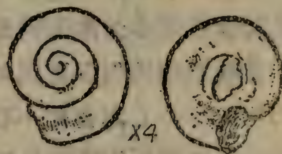


圖 8—62. *Helix hipparionum* 上新世，華北

腹足綱的地史分布，腹足綱經歷整个古生代、中生代、新生代以至現代而現代恰恰是它們的全盛时期，因为它們适应在多种生活环境中。

生态 作为一整体論，腹足綱分布广泛，适应能力極強。它們生活在海中、半鹹水、淡水以及陸地等环境而陽光充足的大陸棚淺海区是它們最为繁殖的場所，不过某些种分布到 5300 米的深海而拔海

5400米的高山淡水湖中和地面上还可見它們的踪跡。

海產腹足动物富有适应性。有的游泳，如異足目及翼足目；但多数是底棲的，其中有游移的，一般留有特殊痕跡；有的附着海底岩石、貝壳、植物之上，又有的挖泥鑽孔。

多数海產腹足动物不能适应于淡水环境，而淡水代表又不能适应于鹹水。少数能夠經受半鹹水。海產 *Littorina*（濱螺）則能自海濱移入小河口。但腹足动物一般适应于單一的生活环境。

有肺亞綱分布全球，自海平面附近以达海拔5480多米的高山湖泊如喜馬拉雅山，均曾發見。根据統計，陸生腹足类的种描述者数达6000以上。总之，腹足动物适应力是相当強的。

地層意义 寒武紀初出現简單錐狀代表，如*Helcionella*，*Scenella*。少数具简單蝸牛螺旋，如*Pelagiella*。寒武紀末平旋的神螺类和几个似蝸牛各屬出現。在奥陶紀許多新科發育，若干新科一直發展以至現代。

現代腹足綱是軟体动物門最大的一綱，在已描述的35,000現代种，其中29,000以鰓呼吸，6000以肺呼吸。此外化石种即达15,000种。

腹足类化石的性質 古生代初期一般保存不好，通常是外模或內模，它們的特征保存不多，很难据以描述和鑑定。有人解釋这是由于腹足动物螺壳多为霰石構造，而霰石如同瓣鰓壳層一样，是容易溶解的。某些早期的但保存很好的壳，如*Cyclonema*（奥陶紀—志留紀）及*Platyceras*（志留紀—石炭紀）有人認为它們是由方解石組成的。許多中生代和新生代腹足动物往往保存良好，可能大都象現代螺壳一样，是方解石質組織的。

第四綱 头足綱（Cephalopoda）

一般特点 头足綱包括古代鸚鵡螺、菊石、箭石和現代章魚烏賊

等，在軟体动物中構造最为复雜；无論从形态或解剖看，它們顯然屬最高級的一綱。身体兩側对称（圖 8—2），头部極發育，其上圍生触手、触手上有吸盤；具一对構造特別复雜的眼，多数有軟骨腦壳；口內有顎及齒舌；足变为头的一部，并在其腹面構成排水的漏斗；外套腔中的水由于肌肉收縮，立刻通过漏斗射出，由此而發生反作用，迫使身体遊退。大部分如烏賊等具有特殊的墨腺，一遇敌人即吐出墨汁为烟幕，以便逃脫危險。鰓的数目为 2 或 4。循环系統复雜，差不多是閉管式的；心臟有 2 个或 4 个心耳（相当于鰓的数目）。腎臟 2 或 4，开口于外套腔。四鰓类如現代的 *Nautilus*（鸚鵡螺）具有分隔的石灰質螺旋外壳。二鰓类具有某些內壳，或完全沒有。

头足綱的全盛时代早已过去，現代海洋僅只150—170屬，400种。描述的化石在600屬，10,000种以上。最早出現在寒武紀后期，其后經歷二次全盛时期，第一次是从奧陶紀至志留紀，以鸚鵡螺为主；第二次在中生代，以菊石为主。現代內壳及无壳螺較前更为進化，可能

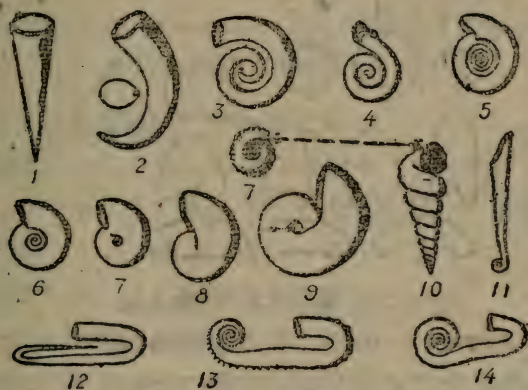


圖 8—63．头足綱外壳形狀

1—直錐；2—弯錐；3—*Gyroceras*，*Mimoceras*；4—*Lituites*，*Dactylioceras*；5—*Clymenia*；6—*Trachyceras*；7—*Hoplites*；8—*Nautilus*；9—*Scaphites*；10—*Trochoceras*，*Turrilites*；11—*Baculites*；12—*Hamites*；13—*Ancyloceras*；14—*Scaphites*；3—9—各种平旋；10—螺旋；11，12，14—部分松旋

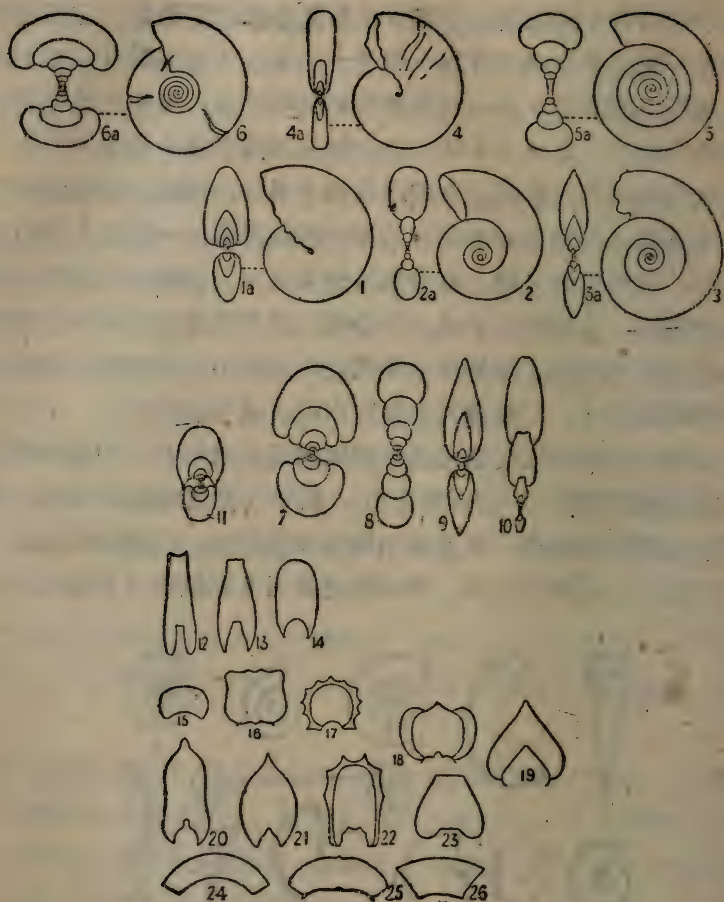


圖 8—64. 菊石各种外形及輪廓

1—6横切及臍面；7—11横切；12—26螺环横切（据E. Basse）

1,1a—*Phylloceras*; 2,2a—*Lytoceras*; 3,3a—*Oxynoticeras*; 4,4a—*Haresiceras*; 5,5a—*Timorites*; 6,6a—*Shumardites*; 7—*Texoceras*; 8—*Cadomites*; 9—*Sphenodiscus lenticularis*; 10—*Probeloceras*; 11—*Tornoceras*; 12—*Sageceras*; 13—*Neolobites*; 14—*Neolissoceras*; 15—*Columbites*; 16—*Mammites*; 17—*Lyelliceras*; 18—*Dipoloceras*; 19—*Chamoussetia*; 20—*Prohysteroceras*; 21—*Oxytropidoceras*; 22—*Trachyceras*; 23—*Kepplerites*; 24—*Cadoceras*: 25—*Tropites*; 26—*Jaubertella*

它們正進入第三个全盛期。

外壳　完整的外壳可分三層：角質表層，甚薄，保存不易；外層是复瓦狀瓷質霰石薄片層；內層是眞珠質霰石薄片層。

壳的形狀及大小不一，或直或弯或旋（有包旋、露旋、松旋等）或不規則。直壳自長錐形至短錐或梨形。小的25厘米長，大者达$4^1/_2$米。住室直徑約达30厘米。旋壳呈圓球狀、厚盤狀、鈎狀（*Hamites*）或船狀（*Scaphites*）（圖8—63,64）。



圖 8—65. *Nautilus pompilius* Linné（鸚鵡螺）外壳結構：
1—壳口視；2—臍視（側視），3—橫切面

外壳內部有許多橫隔壁，將全壳分隔为若干小房，动物只住在最后也即寬大的一房，叫住房，余者叫气房（閉錐），因均屬空房，且在 *Nautilus* 壳中（圖8—62，65）这些空房充滿着气体，可以調節身体比重而司浮沉。每个气房都曾經軟体居住过，但由于动物繼續長大，身体前移，便在后部分泌一个隔壁，但隔壁中还有体管穿过。最早一个住房是初房（圖8—66）。

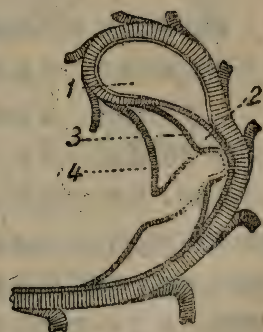


圖 8—66. *Nautilus pompilius* 初房及体管的構造×8
1—臍孔；2—初房；3，4—隔壁、体管为二种物質所組成

外壳內隔壁的数目随种而有不同，但每种的隔壁数目及其間隔大体上是固定的。隔

壁和壳壁相交之綫叫縫合綫（隔壁綫），剝去外壳始可見到。縫合綫在進化上有一定規律，是划分屬种重要根据之一。縫合綫曲直不一，其曲者可分为：（1）鞍，即曲向口方部分；（2）叶，即曲向后方部分。位于外壳对称面兩側的鞍、叶叫側鞍和側叶，位于背面或腹面的分別称背鞍、背叶和腹鞍、腹叶。縫合綫普通可以圖解表示（圖8—67）。为了節省篇幅，一般只画一半，即从腹面到背面。腹、背位置各以箭头表示，箭头指向口方（圖8—68）。和箭头同方向的曲綫是鞍，相反的就是叶。按外露的縫合綫称外縫合綫；被外圈盖住的，称內部。內外兩部相交处称臍綫，在縫合綫圖上以短斜綫为界。

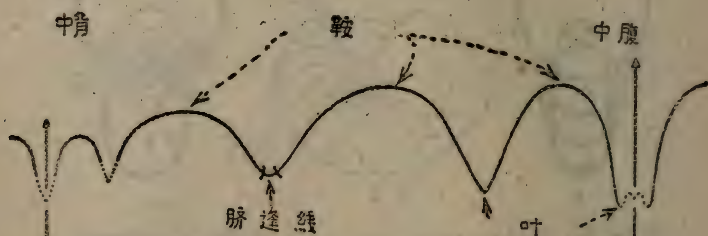


圖 8—67. 縫合綫各主部名詞

縫合綫基本上共分四种：（圖6—68）（1）直角石式或鸚鵡螺式—見于鸚鵡螺类，无甚弯曲，至多成平緩的波紋狀或不規則的弯曲；（2）棱角石式—具明顯的鞍部及叶部，但各綫条完整，不生小弯曲，見于泥盆紀—石炭紀；（3）菊面石（鋸菊石）式—鞍完整，不生小褶皺，但叶生出許多小褶曲。此种縫合綫多見于二叠紀末到三叠紀的菊石类。（3a）假菊面石式見于中生代后期的，是从菊石型重新簡化的結果，不是从鸚鵡螺直接过渡的。（4）菊石式—鞍及叶均生小褶皺，見于中生代的菊石。

但須注意在成長的个体其外圈具菊石式縫合綫者，其內圈（幼年期）可以是棱角石式縫合綫；如圖8—69表示*Dactylioceras* 的个体發生中縫合綫由簡單的棱角石式（1,2）逐漸过渡到复雜的菊石式，根

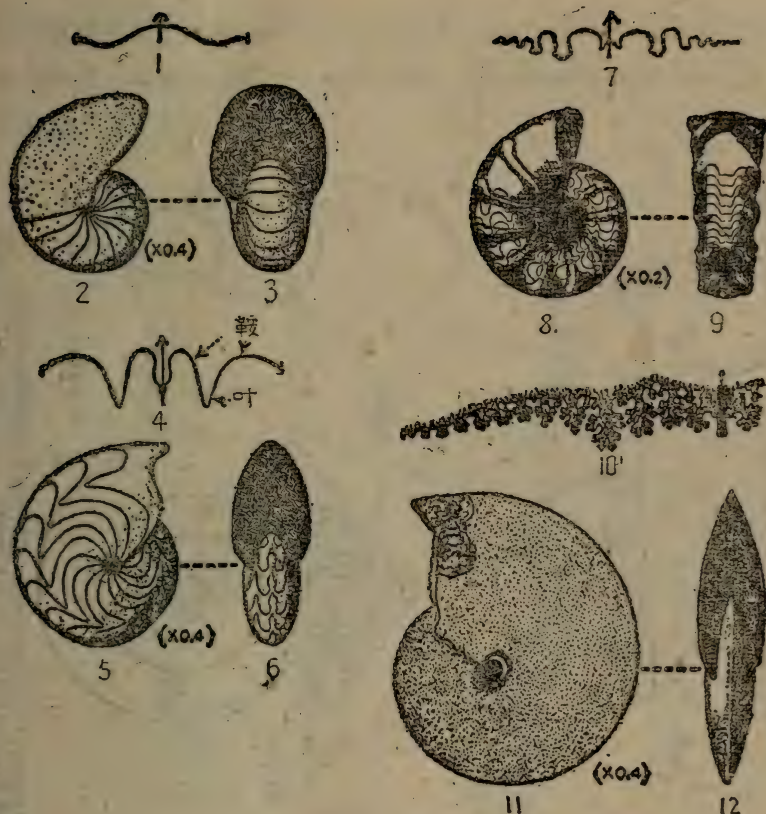


圖 8—68. 縫合綫类型

1,2,3—鸚鵡螺式；4,5,6—稜角石式；7,8,9—菊面石式；10,11,12—*Placenticras* 菊石式。1,4,7,10縫合綫展开圖案

据重演律，可以推知 *Dactylioceras* 是从某种稜角石变来的，这样就把 *Dactylioceras* 的親緣关系确定了。典型菊石縫合綫的外縫合綫有鞍、叶各数个，內部鞍叶数目相等。

以上談的是外壳的各种特征。至于內壳的形态及結構都比較簡單，多呈錐狀，少数旋狀。

体管 头足类如現代鸚鵡螺（*Nautilus*）具有一条貫通初房至住

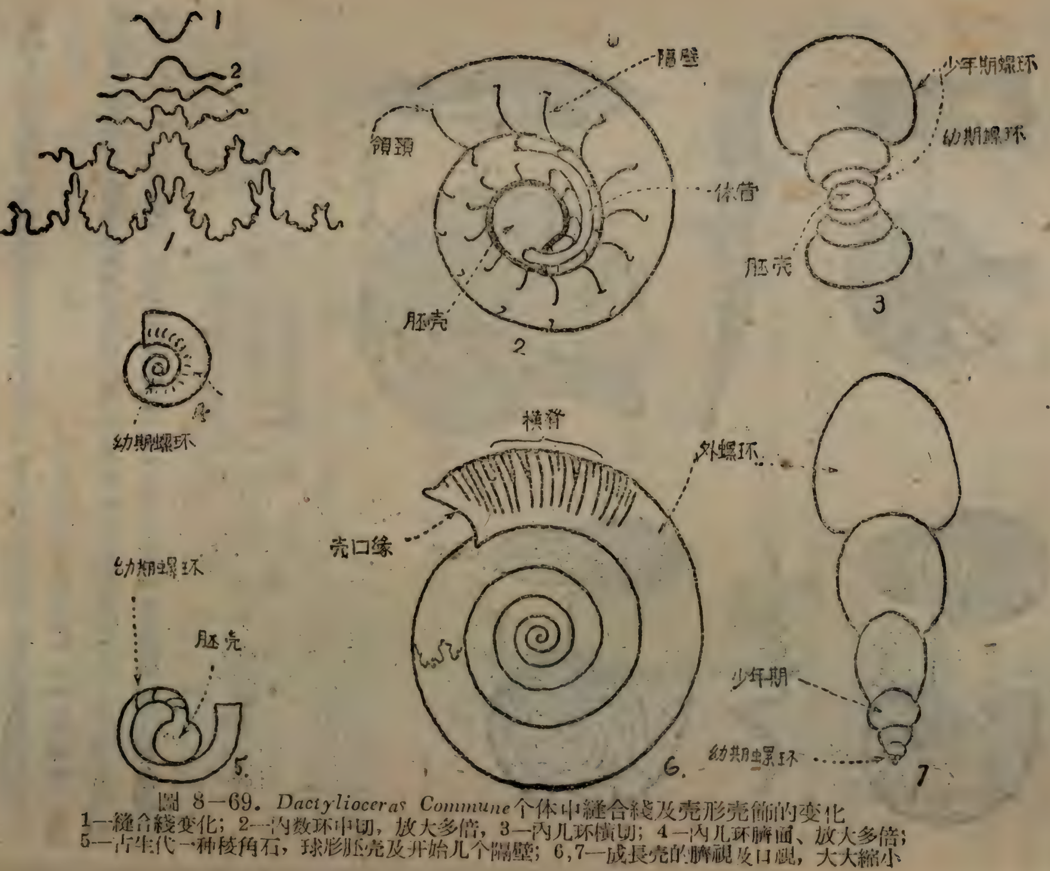


圖 8−69. *Dactylioceras Commune* 个体中縫合綫及壳形壳飾的变化
1—縫合綫变化；2—內数环中切，放大多倍，3—內几环横切；4—內几环脐面、放大多倍；5—古生代一种棱角石，球形胚壳及开始几个隔壁；6,7—成長壳的脐視及口視，大大縮小

房的灰質管道，是軟体串管分泌的，叫体管。它位于体中央，或多数靠近腹方，少数靠近背方。管分兩部：領和連环（圖 8—69,70），其組成物有同質和異質之別。

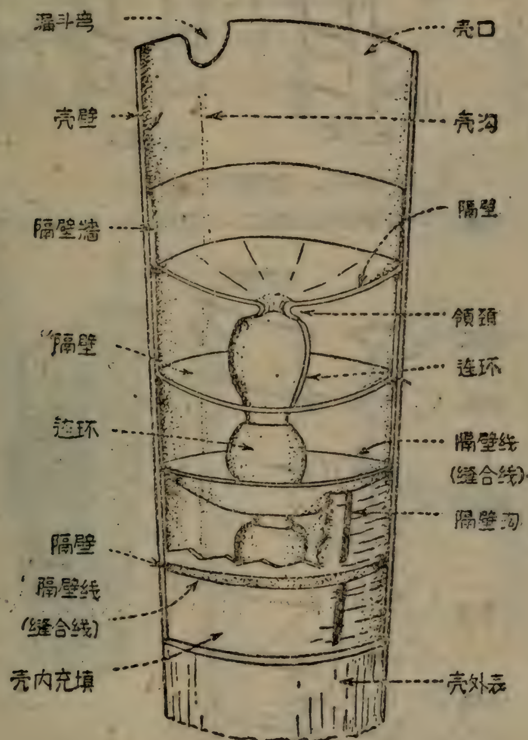


圖 8—70. 直角石各种縱切面示內部結構

連环是連接二个隔壁頸間的一段小管，它不是外胚層特殊細胞的分泌，因而不是眞壳質的一部；反之，它是串管內部組織所分泌，屬方解石質而不像霰石組成的隔壁那样。現代鸚鵡螺的体管連环由微小灰質骨針及有机質組成（8—66）；但質脆，容易破碎，不易保存。許多古代头足类的連环可能也是同样脆弱的，因为化石上没有保存；但另一方面，許多化石螺壳具有保存良好的連环。体管类型可分下列几种：

全領式 体管領部向壳尖延伸达二个隔壁之長或更長，沒有連环，例如*Endoceras*（內角石）（圖8—71,77）。

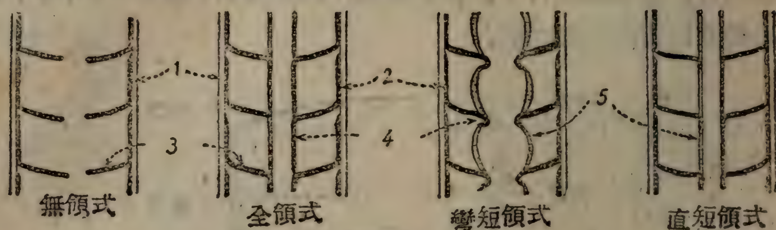


圖 8—71. 鸚鵡螺目体管类型

1—壳壁；2—貼在壳壁的隔壁；3—隔壁；4—領；5—連环

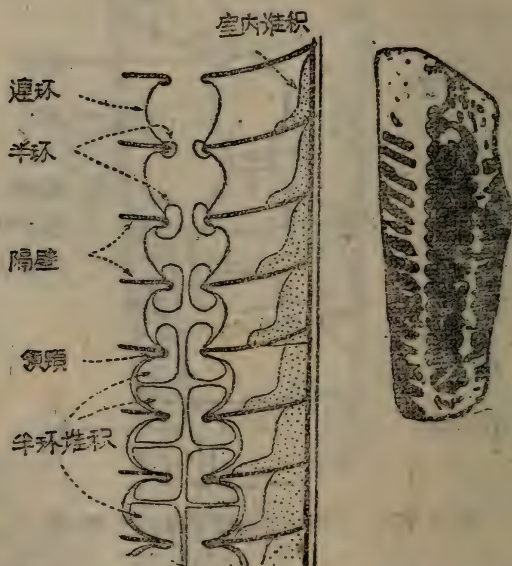


圖 8—72. *Actinoceras richthofeni*（珠角石）

右—縱切；左—縱切示內部構造

短領式 由領与連环組成，又可分兩种：（1）直短領式，如*Orthoceras*（直角石）（圖8—71）；（2）彎短領式，如*Actinoceras*（珠角石），*Armenoceras*（亞迷角石）（圖8—71）。

无領式　領甚短，且无連环（圖 8—71）。

体管內还可有各种特殊構造，这些都在体管形成以后逐漸增加的，可称內体管，分內錐（圖 8—73）、半环、隔壁等（圖 8—72）。某些古生代早期的鸚鵡螺在它的体管中分泌横隔。

分类　根据体管、隔壁及縫合綫、壳飾以及其他特征，本綱可分为二亞綱三目：

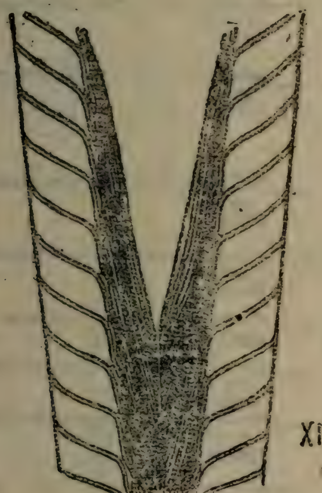


圖 8—73. *Endoceras proteiforme* Hall（內角石）体管內具內錐　奥陶紀，北美



圖 8—74. *Gomphoceras deshayesi* 示壳口收縮。志留紀捷克波希米亞

外壳亞綱（Ectocochlia）或四鰓亞綱（Tetrabranchiata）

鸚鵡螺目（Nautiloidea）

菊石目（Ammonoidea）

內壳亞綱（Endocochlia）或二鰓亞綱（Dibranchiata）

箭石目

鸚鵡螺目　具石灰質外壳，壳形直、弯、旋不一，由簡單隔壁分

隔为許多小房；縫合綫（隔壁綫）或圓圈或稍弯曲成波紋狀（圖 8—65）；体管常居中央，少数靠近边緣；隔壁頸部向后；完整的壳，其最前方腹面具有漏斗弯；胚壳是多样的：球狀、半球狀、圓錐狀；出現时代：寒武紀到現代，壳口形狀不一，特殊者如 *Gomphoceras*（圖 8—74）比較重要的超科列举如下：

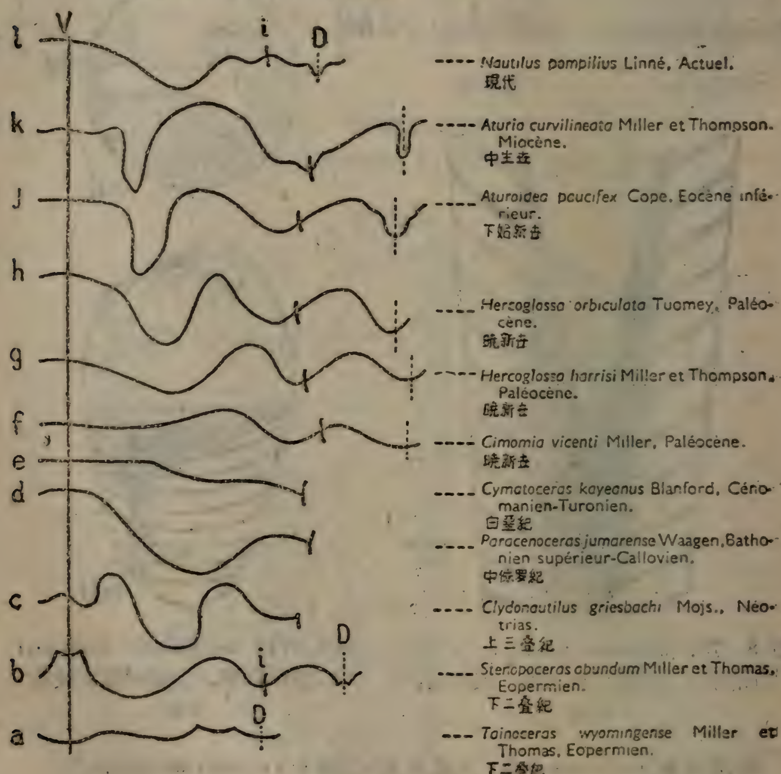


圖 8—75. 鸚鵡螺目縫合綫变化

V—腹面；　D—背面；　i—臍边

愛力氏角石超科（Ellesmeroceratidea）可能包括最早最低級的代表，壳小，隔壁密；体管管狀，位于边緣，无內錐及半环，但有时具几个横隔。最早而可靠的代表是 *Plectronoceras*, Ulrich et Flower

（圖 8—76）出自我國上寒武紀。整个超科分布自上寒武紀至下志留紀。

內角石超科（Endoceratidea） 壳直，有的長达 4 ½ 米，体管比較大，管狀至圓錐狀，具內錐。限于奥陶紀。例如 *Proterocamerocera* Flower（原房角石）及 *Endoceras* Hall（內角石）（圖8—77）。

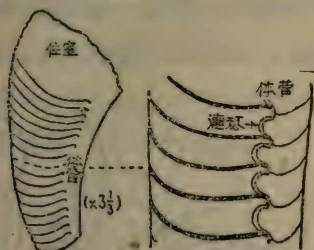


圖 8—76 *Plectronoceras*

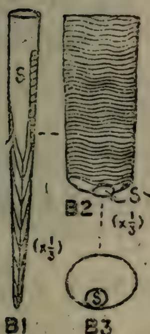


圖 8—77. *Proterocameroceras*



圖 8—78. *Stereoplasmoceras* sp.
（灰角石）

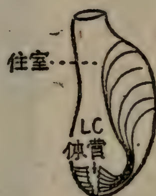
珠角石超科（Actinoceratidea） 壳直，具短弯頜式体管，管內半环發育，在壳的后部甚至几乎堵塞整个体管，只留下中間小溝及放射溝。下奥陶紀—下石炭紀。例如 *Actinoceras* Bronn.（珠角石）（圖 8—72）· *Armenoceras* Foerste（亞迷角石）及 *Stereoplasmoceras* Grabau

（灰角石）（圖8—78），我國北方中奥陶紀特別丰富。

直角石超科（Michelinoceratidea=Orthoceratidea）壳直形或弯角形，横切面近圓形，体管位近中央；体管短直領式，領發育，連环細，奥陶紀—三叠紀。*Michelinoceras*(=*Orthoceras*)(圖8—79)。



袋角石超科（Ascoceratidea）壳直形、弯角形，成長部分擴大为袋形；体管偏一方，擴大部分的隔壁在背面向前弯曲成*S*形。例如



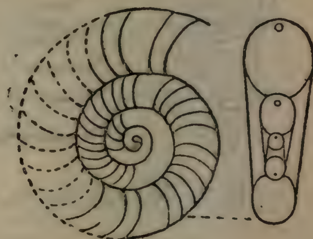


圖8—79. *Orthoceras sinense* (*Sinoceras sinense*)Foord 圖8—80. *Ascoceras* sp. 縱切面 圖8—81. *Tarphyceras* sp. 左—側視；右—縱切放大

Ascoceras（袋角石）（圖8—80）奥陶紀—志留紀。

塔飛角石超科（Tarphyceratidea）螺旋壳；体管直短領式，連环肥厚；体管在幼年期位于腹边，但成長期移近中央或偏背边。下奥陶紀—中志留紀。例如*Tarphyceras*（圖8—81）。

鸚鵡螺超科（*Nautilus*）壳包旋，体管位中央（*Aturia*除外）；縫合綫直至弯（甚至似稜角石角）；壳面光滑，或呈弯紋。中泥盆紀—現代。*Nautilus*（鸚鵡螺）是唯一現代屬；*Aturia* Bronn（圖8—75）上白堊紀—上新世。

菊石目 石灰質外壳，多为旋壳；縫合綫分稜角石式、菊面石式与菊石式三种，顯然与鸚鵡螺不同；个体發育中体管大多数向边緣；領部从后向到前向都有代表（中生代的菊石都是前向式）；漏斗弯見于古生代各屬，但自中生代起特別是扁平的菊石，其腹部反变为突出

部；胚壳成圓桶狀；出現时代是从上志留紀到白堊紀。

在菊石个体發育中，不独可看到縫合綫由簡而繁的变化，如上述 *Dactylioceras*，其他構造如体形、壳飾及內部隔壁特征是呈現有規律的变化。再举侏罗紀的 *Dactylioceras commune* 为例說明。初房是胚胎期的壳，橢圓形，石灰質。其長軸垂直于对称面。其后 3—4 环光滑，扁平，寬度迅速增大，这是幼年期。更后几环开始有壯年期的壳飾、横脊。在壯年期，壳体繼續增長，横脊分叉，最后达老年期（圖 8—69）。壳的內部分为住房，長几占最后一环，其后是被隔壁分开的125—130个小房。

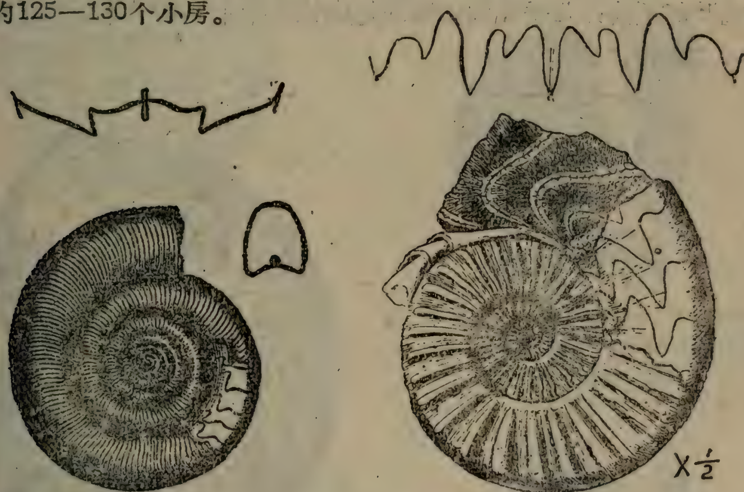


圖 8—82. *Oxyclymenia undulata* (Münster) 上泥盆紀
上—縫合綫；下右—螺旋切面

圖 8—83. *Gonioclymenia speciosa* (Münst) 上泥盆紀，德國

从許多个体發生的观察，可以發見种屬的关系，确定菊石类的演化發展規律。某些壳形和旋曲方式反映生活环境的适应，只要生活环境相似，壳形也趋近似。因此壳飾、壳形的变化不足以确定演化歷程。体管类型在鸚鵡螺目是重要分类根据，但菊石中它是不重要的，因为变化不大。前人曾根据体管的位置分菊石为內体管菊石（Intrasiphonata）和外体管菊石（Extrasiphonata）二亞目。

內体管菊石亞目 体管位于背方，只包括十几个屬。

Gonioclymenia Hyatt（角海神石）（圖 8—83） 扁盤形，横脊發育；稜角石式縫合綫：腹叶、側叶（中間一个最長）。

外体管菊石亞目 体管位于腹方，共有5000多种，可根据縫合綫及壳形、壳飾等特征分为下列各超科。

稜角石超科（Goniatitacea） 体管領部向后；縫合綫稜角石式。分布于泥盆紀至二叠紀，石炭紀最多，二叠紀減少。

Bactrites Sandberger（棍菊石）（圖 8—84） 壳似直角石，縫合綫叶部不清，几乎僅賴体管的边緣位置决定它屬于菊石目。中泥盆紀—二叠紀。



圖 8—84. *Bactrites elegans* Sandb.
上泥盆紀，爱菲尔
上—縫合綫；下—壳



圖 8—85. *Manticoceras intumescens* Beyrich（尖稜角石）
上泥盆紀，湖南長沙

Manticoceras Hyatt（尖陵角石）（圖 8—85） 壳扁平，腹边渾圓或略具稜角；臍露，但不十分大；縫合綫稜角石式：腹鞍及側鞍各一，側尖叶及臍旁尖叶各一。上泥盆紀。

Gastrioceras Hyatt（腹稜角石）（圖 8—36） 壳包旋，臍大，

螺环横切面呈梯形。壳面有細長縱脊和横脊；稜角石式縫合綫。

菊面石超科（Ceratitacea） 菊面石式縫合綫代替稜角石式，开始有菊石縫合綫。壳体大，壳飾多样。但旋紋不發育。例如*Popanoceras* Hyatt（圖8—87），下一中二叠紀；*Cyclolobus* Waagen（圖8—88），上二叠紀。*Medlicottia* Waagen（米氏菊石）（圖8—89）二叠紀；*Ceratites nodosus*（節鋸菊石）（圖8—90），三叠紀，具标



圖 8—86. *Gastrioceras orientale* Yin（上），*G. listeri* Martin

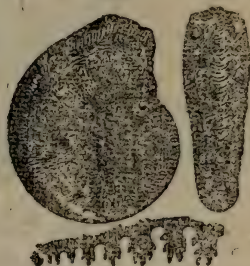


圖 8—87. *Popanoceras multistriatum* Gemm. 石炭二叠紀意大利西西里臍視，背視及縫合綫



圖 8—88. *Cyclolobus stachei* Gemm. 石炭二叠紀，意大利，西西里臍視、背視及縫合綫



圖 8—89. *Medlicottia trautscholdi* Gemm. 石炭二叠紀，意大利西西里臍視、背視及縫合綫

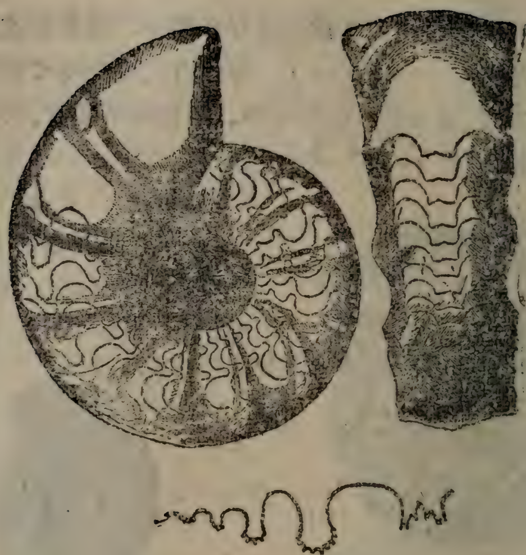


圖 8—90. *Ceratites nodosus* de Haan.（節鋸菊石）
中三叠紀。臍視，背視及縫合綫

准菊面石式縫合綫，壳面生節。三叠紀菊石类均具有粗紋壳飾（横脊及結節等）如 *Ophiceras* Griesbach（蛇菊石）（圖 8—91），下三叠紀；*Trachyceras* Laube（粗菊石）（圖 8—92）菊石縫合綫；壳面生粗的分叉横脊，在分叉处生了几行的節，下三叠紀。



圖 8—91. 上—*Ophiceras ptychoides* Diener 臍視下三叠紀，喀斯米尔
下—*O. commune* Spath 縫合綫

圖 8—92. *Trachyceras* sp.

叶菊石超科(Phylloceratacea) 壳包旋，壳薄，螺环横切面高窄，光滑或呈細紋；縫合綫叶狀，叶三叉。例如*Monophyllites* Mojs（單叶菊石）（圖8—93），中、上三叠紀；*Phylloceras* Suess(叶菊石)（圖8—94），侏罗紀。



圖 8—93. *Monophyllites simonya*（Hauer）
上三叠紀，奥地利

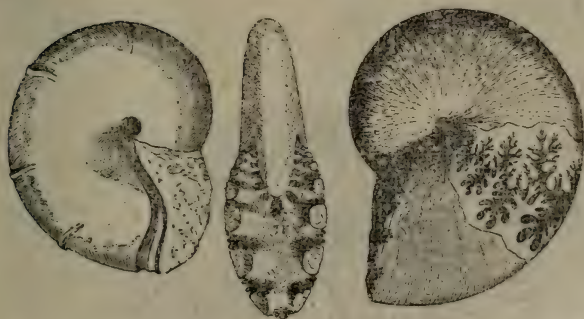


圖 8—94. 左—*Phylloceras heterophyllum*（Sowb.）下侏罗紀英國約克州　中，右—*P. ptychoicum*（Quenstedt）上侏罗紀，捷克

弛菊石超科(Lytoceratacea) 壳薄松旋，螺环剖面近圓形；外縫合綫具兩側叶及一副叶。叶及鞍常分双叉。例如 *Lytoceras* Suess(弛菊



石)(圖 8—64,95)侏罗紀—白垩紀。*Baculites*(杆菊石)(圖 8—96),白垩紀。*Nipponites* Yab e(日本菊石)(圖8—97)。



圖 8—95. *Lytoceras liebigi* (Oppel) (Sowerby) 上侏罗紀,捷克





圖 8—96. 左—*Baculites anceps* Lam.; 右—*B. faujasi* Lam. 上白垩紀 西欧



圖 8—97. *Nipponites mirabilis* 上白垩紀、日本

菊石超科（Ammonitacea） 壳体甚大，壳飾变化多端，菊石型縫合綫，極复雜，侏罗紀—白堊紀。例如 *Amaltheus* Montfort（繩菊石）（圖8—98），下侏罗紀；*Perisphinctes* Waagen（三叉菊石）（圖8—99），上侏罗紀—白堊紀；*Hongkongites Bucman*（香港菊石）（圖8—100），侏罗紀。



圖 8—98. *Amaltheus margaritatus* Montfort 下侏罗紀，德國



圖 8—99. *Perisphinctes polyplocus* （Rein）上侏罗紀，德國



圖8—100. *Hongkongites kongkongensis Bucnman* 侏罗紀，九龍

二叠紀菊石类，除生長綫細旋綫外，无特殊壳飾。三叠紀菊石具横脊及瘤節．侏罗紀初期菊石壳飾复趋簡單，横脊不分叉；侏罗紀中期直至白堊紀末的菊石其壳飾又多具分叉横脊，且有許多形成弯曲粗綫。縫合綫方面則侏罗紀及白堊紀菊石的縫合远較三叠紀者为复雜。白堊紀起發見松旋菊石，如杆菊石，又有不規則旋曲的菊石，如日本菊石，見于日本白堊紀，这是有規則旋曲能力衰退的例子。个別屬种中縫合綫部分簡化为假菊面石式。我國菊石多見于三叠紀，少数見于侏罗紀（九龍、惠陽及西藏）（圖 8—100）。

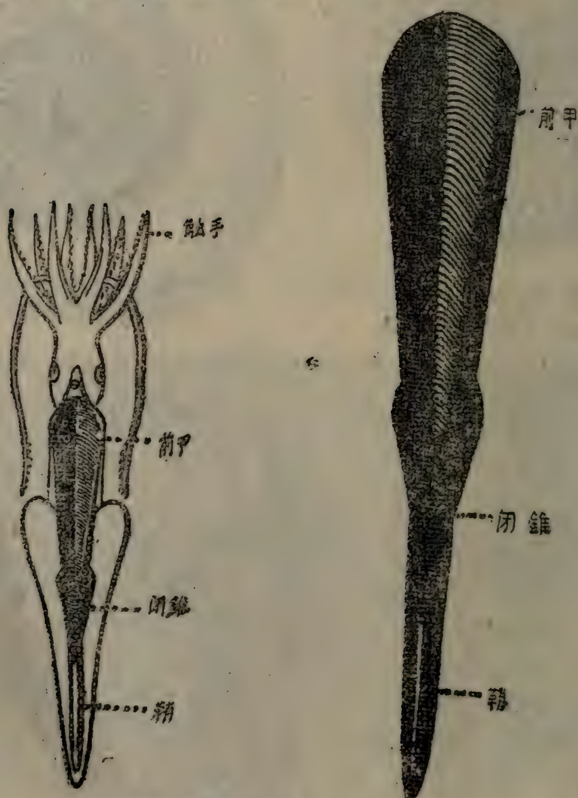


圖 8—101. *Belemnites* sp.
左—箭石复原形圖；右—硬体全貌

內壳亞綱（Endocochlia）或二鰓亞綱（Dibranchiata） 包括所有現存海生头足綱（鸚鵡螺除外）；全部可分为箭石目（Belemnoidea）、烏賊目（Sepioidea）、（Teuthoidea）及八腕目（Octopoda）。箭石目主要限于中生代，化石丰富；后二目現代繁殖，化石不多；因此重点介紹箭石目。

Belemnites Lister（箭石）（圖8—101）是广布于侏罗紀和白堊紀的代表屬，其內壳由三个主要部分組成，即鞘、閉錐和前甲。鞘圓錐狀，为方解石柱体構成。鞘內的錐就叫閉錐，有隔壁分隔的小室，近腹面是体管。前甲自閉錐口背方前伸，含壳質甚薄，不易保存，在生时可能是保护背面內臟的構造。

箭石的閉錐相当于鸚鵡螺目及菊石目的壳，也就可見他們三者的密切关系。它的簡單隔壁和体管和某些弓角石最为相似，但不同处是它具有一个顯著的初房。

最早的箭石类根据最近报道，出現于下石炭紀（*Eobelemnites* Flower），但古生代末期一般少見。三叠紀起有 *Metabelemnites* Flower 等，侏罗紀有 *Belemnites*，都極重要，在西欧作为詳細分帶的根据。1954年中國科学院西藏工作隊也在西藏發現大批的箭石。

生态　头足綱化石已描述的在10,000种以上，現存的不及200种。除了鸚鵡螺（*Nautilus*）共2—3个种以外，所有現代头足类都屬于內壳亞綱。化石中菊石目占75%，鸚鵡螺目占24%，內壳綱占1%。由于現代头足类都是海產，而头足类化石一般又和其他海產动物化石共处，因此肯定过去的这一类动物是适应于海洋生活的。

現代鸚鵡螺散布于太平洋西南澳洲北部、印尼附近及菲律宾等地，它們活动在深达700米以內的海底，夜間游入淺水，日間深伏。鸚鵡螺目化石可能活动于較淺海底，如現代大陸棚以及淺海湾那样。

关于菊石目的生态，尤其他們活动的大概深度，可从壳体特征以及它們和其他化石共生的关系加以推測。

較大的現代烏賊营漂浮生活，但有的生活在近岸地帶；成群結隊

地漫游远洋及沿岸之間。中生代的箭石深淺水都有。侏罗紀、白堊紀箭石有时数以百計保存在地層中，証明他們可能和現代烏賊一样是成群活动的海生动物。

头足綱各类經歷約5億年漫長的地質时代，能夠适应于海洋各种环境，营各种生活方式，如漂游、游泳及活动底棲等；僅有日本上白堊紀的日本菊石（*Nipponites*）体形为不規則的弯曲，可能是唯一定居底棲的代表。輕巧的流綫式壳型（如*Placenticeras*）（圖8—67、10、11、12）可能是善游泳的，而笨重壳体如*Gomphoceras*(圖8—74)則可能营漂浮生活。

第五綱　掘　足　綱（Scaphopoda）

掘足綱是兩側对称的軟体动物，体形为弯圓錐狀，外壳的兩端开口，凹边为背方，凸边为腹方，大壳口向前，小壳口向后。外套膜形成一个完整的小管，肌肉位于壳內后端附近，是軟体附着在外壳之处。近前方有長圓錐狀或板狀足，能伸出壳外，掘泥覓食。小头位于足的背方，无眼和触手，但通常具有許多头絲，是感触和捉捕食物的器官。口腔內有顎和齒舌。无鰓，以后腸的突起代替了鰓的功能。循环系統極端退化一心臟无心耳，也无血管。腎臟与圍心腔不相連。神經系統具有明顯的特殊神經節。雌雄同体。

掘足綱屬海生底棲动物，它們生活范圍从海边到深达4570米处。通常借外壳闊端所伸出的足的活动掘入泥沙，但后半部突出在泥沙底面之上。

貝壳由霰石組成，从寬壳口方面逐漸增長。后壳口緣鋸齒狀，或呈裂紋，通常这一部分容易破碎或遭溶解。最大的壳長达15厘米，多数長25—50毫米。壳外光滑或呈橫紋或具縱脊。

掘足綱的壳和腹足綱不同处是兩端开口；与头足綱不同处是除兩端开口之外，壳內无隔壁；与环虫虫管不同处是环虫管僅有二層而本綱具有三層壳質。

現代掘足綱共約有200种，化石描述过300多种，多数归于*Dentalium*（角貝）一屬（圖8—2）。最早出現于奥陶紀，但自石炭紀起才有較多化石保存，一般說是軟体动物門中最不重要的化石。

軟体动物門的地史分佈　由于瓣鰓、腹足、头足等綱在寒武紀后期已極形分化，不能当为原軟体綱或掘足綱的祖先；且在寒武紀初、中期尚未發現任何軟体动物的化石，因此可以推断本門的祖先一定是出現在前寒武紀。玆將重要綱目的时代分布列表如下：

軟体动物門各綱目的时代分布

	前寒武紀	寒武紀	奧陶紀	志留紀	泥盆紀	石炭紀	二叠紀	三叠紀	侏罗紀	白垩紀	老第三紀	新第三紀	第四紀	現代
原軟体綱		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
掘足綱			—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
瓣鰓綱			—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
櫛牙目			—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
弱牙目			—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
厚牙目				—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
前異牙目					—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
異牙目								—	—	—	—	—	—	—
貧牙目					—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
腹足綱		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
原腹足亞綱		—	—	—	—	—								
前鰓 〃 〃		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
后〃 〃 〃							—	—	—	—	—	—	—	—
有肺 〃 〃						…—	—	—	—	—	—	—	—	—
头足綱		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
鸚鵡螺目		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
菊石目		—	—	—	—	—	—	—	—					
箭石目		…	……	……	……	…—	……	—	—	—				

第九章　節肢动物門(Arthropoda)

一　般　特　征

節肢动物是动物界内包罗最广、种类最多的一門，为具三胚層及真体腔的无脊椎动物。現代生存的節肢动物如螃蟹、龍蝦、蜘蛛、昆虫都是我們日常所熟悉的。它們的化石自下寒武紀至新生代，差不多各时代的地層中都有發現，其中包括不少已經滅絕的古代动物。

節肢动物种类的繁多是与其生活方式的多样化及生活环境的广泛分不开的，凡是生物能夠生存的地方，无处找不到節肢动物。空中、海洋、河流、湖泊、地表的土壤，岩隙中以及雪野和冰原上都有它們存在。除自由生活的以外，还有許多節肢动物以其他动物或植物为宿主，寄生在宿主身体上。

節肢动物的身体大小的变化甚巨，微小的昆虫体長不到半毫米，大型的三叶虫可以長达67.5厘米，巨大的日本蟹連螯長达 340 厘米。它們的身体分背腹兩側，一般均为兩側对称，身体的外面通常都被以几丁質或几丁石灰質的甲壳，这种甲壳为外骨骼且为身体的表層所分泌，功用在于保护身体及供內部肌肉附着。

身体分節为節肢动物的重要特征，全身分成許多排列整齐、彼此構造相似的体節。較高級的節肢动物，某些体節常互相結合，形成極易区别的各部分，例如头部、胸部和腹部，有时甚至头胸進一步結合構成整个的头胸部。

具有由多節組成的附肢为節肢动物命名的由來。附肢成对的生于腹面兩側，按体節排列，通常为每節一对，有时某些体節不生附肢。

一般都認为环虫是節肢动物的祖先，这是因为它們的身体都分節，都有專司运动的器官，內部器官系統的位置类似，某些器官在

構造上更有着相同之点。但是節肢动物的有机結構則比較复雜，僅就体節与附肢的特征而言，与环虫已有顯著的不同，節肢动物較高度的分化和結合使身体分成头、胸、腹三部或头胸及腹兩部，这种現象是环虫所沒有的。后者僅分明顯的头部及軀干。环虫的附肢僅为不分節的疣足，固着在体節上，沒有关節相連；節肢动物的附肢与体節以关節相連，本身各節間也具有关節，因此可作更为复雜的运动。这些附肢最初專司运动，随着身体的分化，头部的附肢变成了司感覚、捕食或咀嚼的器官，胸部前肢常变成顎片，胸部及腹部附肢一般都司游泳或爬行，有些腹部的附肢变为司生殖的器官。

節肢动物具有發育完好的神經系統，在基本構造上与环虫具有共同的特征。梯形的中樞神經由神經干、神經節与其間的連結綫構成。消化管和环虫一样呈管狀，口位于腹面前端，肛門位于后端。在感覚器官中値得注意的是絕大多数節肢动物都具有眼，只有極少数因为生活方式特殊，眼睛衰退而消失，眼有單眼和复眼之分，复眼由許多小眼所組成。

節肢动物有的为水棲，有的生活在陸地上，生活环境不同使得它們的呼吸器官变化較多，在水中生活者用鰓呼吸，陸生者則由皮膚局部的陷入体内形成頁肺或气管。

在个体發育中很多節肢动物具有变态或蜕壳的特征。例如蜜蜂的个体發育，由卵孵化成为蠕虫狀的幼虫，至化蛹期幼虫發育成蛹，由蛹再發育成为蜜蜂，这就是变态。还有許多節肢动物，由于身被堅硬的甲壳限制了軟体的發育成長，乃階段性的蜕去旧壳，重生新壳；在旧壳已經蜕去，新壳逐漸成長期間，軟体得以生長。由于具有蜕壳的特性，有些古代的節肢动物在岩層中留下了各个發育階段所蜕的甲壳，供給了研究个体發育及系統演化的宝貴資料。

分　类

節肢动物門共分三个亞門，各亞門之下一共又可划分七个綱。分类

主要根据呼吸器官的性質、身体分節的情況以及附肢的構造和数目。

節肢动物門（Arthropoda）

第一亞門　有鰓亞門（Branchiata）

第一綱　三叶虫綱（Trilobita）如已滅絕的三叶虫。下寒武紀—二叠紀。

第二綱　甲壳綱（Crustacea）如蟹、蝦、籐壺。寒武紀—現代。

第二亞門　有螯肢亞門（Chelicerata）

第一綱　腿口綱（Merostomata）如鱟。中寒武紀—現代。

第二綱　蛛形綱（Arachnida）如蜘蛛。志留紀—現代。

第三亞門　有气管亞門（Tracheata）

第一綱　原气管綱（Protracheata）如櫛蚕。中寒武紀—現代。

第二綱　多足綱（Myriopoda）如蜈蚣、蚰蜒。泥盆紀—現代。

第三綱　昆虫綱（Insecta）如蜜蜂、蜻蜓、蒼蠅、蚊子。石炭紀—現代。

第一亞門　有鰓亞門

有鰓亞門为水生动物，用鰓呼吸。体被几丁質及灰質或完全为几丁質的甲壳。头部生五对附肢，第一对为触角，不分叉，延伸成鞭狀，其余四对均为双叉型附肢，較高等的代表，第二对也常变为触角。双叉型附肢的基部由基肢構成，自基肢生出兩个分肢，一为內肢，一为外肢（圖9—1）。某些有鰓節肢动物的內肢或外肢常有一个消失。

头部的第二对附肢有的生在口前，有的与口并列，有的生在口后。三叶虫綱的第二对附肢就生在口后，这是最原始的位置。在甲壳綱發展的过程中，第二对附肢有漸向前移的現象，原來与口并列，后來移至口前。

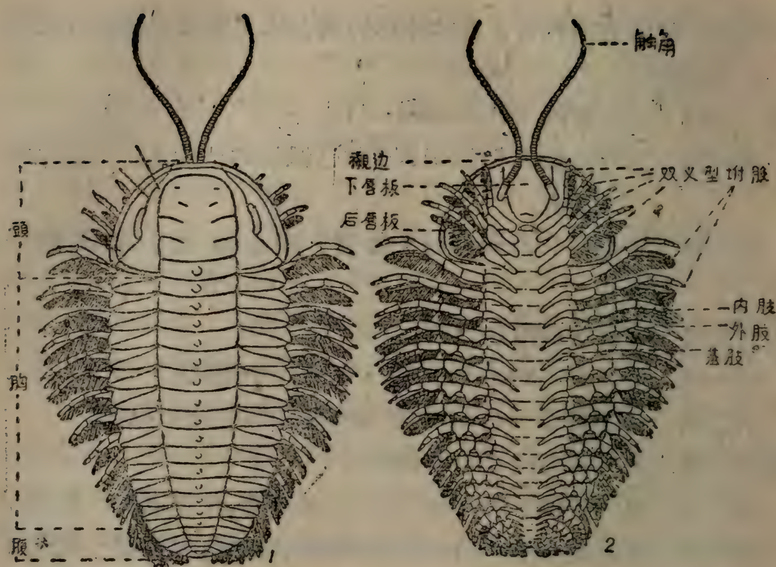


圖 9—1. 三叶虫背面（1）及腹面（2）的基本構造 *Triarthrus becki* Green
奥陶紀，北美

头部的五对附肢分屬于头部的后五个体節，最前面一節不生附肢，因此有鰓亞門的头部一般均由六節構成。

胸部及腹部附肢数目各类不同，但多为双叉型。

有鰓亞門分为三叶虫綱和甲壳綱。

第一綱　三葉虫綱

一般特点及構造　三叶虫是已滅絕的古生代節肢动物，其遺体往往与腕足动物、珊瑚、头足类等典型的鹹水生物化石一起發現，証明純係海產；大多数为底棲爬行及游泳动物，某些多刺的种类可能營漂浮生活。

三叶虫一般較小，身体的長度在50到75毫米之間，但有些可以小到不及10毫米，最巨大者如北美泥盆紀的*Terataspis*身長67.5厘米，

我國華北中奧陶紀的 *Eoisotelus* 常長达20—40厘米左右。

三叶虫的身体由多数体節構成，分为背腹兩面，背面复蓋着含礦物質(通常为石灰質)的几丁質甲壳，其边緣部分包向腹面形成襯边，腹面似由肉質的薄膜所包裹，可称腹膜，分節的附肢成对的生于腹面兩側。

背部的甲壳（圖9—2）代表体壁外胚層所分泌的外骨骼，兩道縱向背溝將其划分三部：中間的軸叶与其兩側的兩个肋叶，这就是三叶虫命名的由來。通常保存成化石者僅为背甲，腹膜可能由于薄而柔弱，在岩層中極少保存。背甲又縱向分为三部：最前面的为头甲，中間为胸甲，最后为腹甲或尾板。

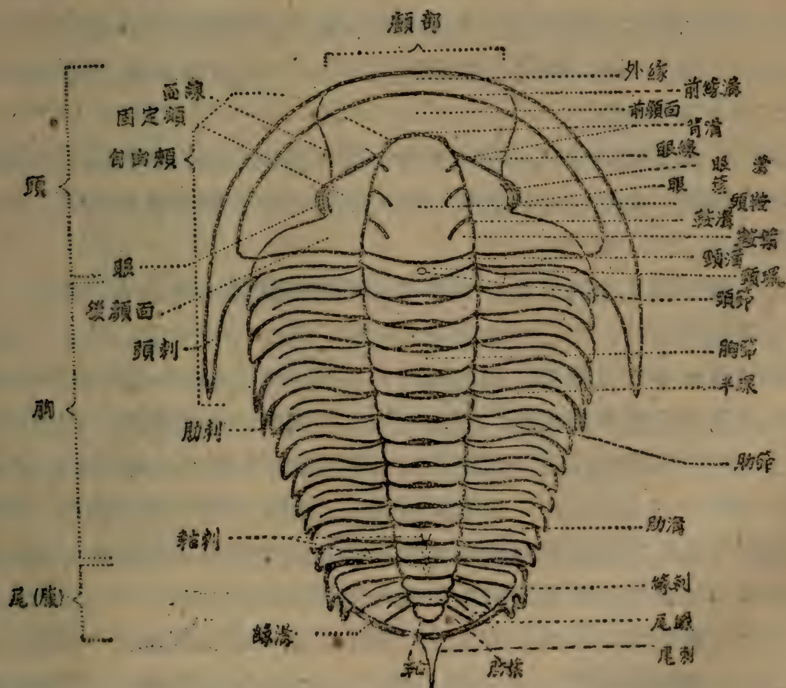


圖 9—2。三叶虫背甲的各部構造（綜合模式圖）

头甲是由数節結合而成的整片，其軸叶隆起为头鞍，头鞍上常遺留着分節的痕跡，通常表現为位于兩側而成对的橫溝，可称鞍溝。鞍溝將头鞍分成几个鞍叶，鞍叶就是原來体節的殘跡，头鞍的最后一節为頸环，以連續的頸溝与其前面的部分分开；頸环的形狀已与胸甲軸部各節一致，但仍固着于头鞍不能活动。头鞍的兩旁为三叶虫的兩頰，頰的側緣与后緣相交的角溝成头角，头角有时向后延伸成为头刺。每片頰都被顏面綫分成兩部分。顏面綫常为極細的綫狀淺溝，圖9—1所示 *Triarthrus* 的顏面綫起始于头甲后緣头角的內側，向前延伸繞过眼的內側达到头的前緣。顏面綫內側，固着于头鞍兩旁的部分为固定頰，同一片頰上位于顏面綫外側的部分为自由頰。当三叶虫生活时，自由頰并不是十分活动的，只是沿着顏面綫与头甲的其他部分連結得不夠牢固，因此当三叶虫死后極易順顏面綫脫落，而保存成为化石者大多僅为头鞍与兩个固定頰連在一起，不包括自由頰。头鞍与兩个固定頰合称为顱部。

三叶虫是蛻壳生長的節肢动物，顏面綫就是适应这种生長方式而產生的構造。每当蛻壳的时候，堅固的背甲首先順顏面綫裂开，以便軟体脫出。

在每个固定頰的外緣，差不多相当顏面綫中点的地方，各有一个豆狀突起的眼叶，当三叶虫生活的时候，眼睛即位于它的外側。眼睛的形狀及大小变化很多，因而眼叶的形狀大小也很不一致。眼叶的位置隨固定頰的寬窄而变动；固定頰窄时，眼叶距头鞍較近，固定頰寬时，眼叶距头鞍較远。有的三叶虫的眼叶前端直接与头鞍的前端相連；当眼叶离头鞍远时，常生長眼綫，連接眼叶与头鞍的前端。有一些的三叶虫沒有眼睛，可能是由于居住在較深的海底或其他无光的地帶眼睛失掉功能而衰退的原故，或为挖泥生活的結果。

具有眼睛的三叶虫均为复眼，但有些退化到只具兩三个小眼（如 *Harpes*）或者只剩下一个小眼（如 *Trinucleus* 的某些种）。复眼有兩种：一种为單式复眼，許多小眼被一片角膜所包裹，表面光滑，在它

下面附着之处反映不出复眼的性質，有时角膜外表具粒狀突起，則在附着处構成許多小眼面。另一种为复式复眼，每一个小眼具一片角膜，同样構成許多小眼面；小眼面为圓形或多边形，直徑僅1/10至1/2毫米；一个复眼的小眼面可以多到15,000个。

头甲的边緣以一道連續的溝与其他部分分开，前部为前緣，兩側为側緣，有的三叶虫头鞍延伸到头甲的最前端，因此沒有前緣；另一些三叶虫头鞍前端与前緣相接；还有些三叶虫头鞍达不到前緣，与前緣之間發育了前顏面。

胸甲由許多体節組成，体節的数目最少者为二，如*Agnostus*，最多可达44節，如*Paedeumias robsonensis*。每節由一个軸部及其兩側的兩个肋叶組成，肋叶靠外側部分向下幷向后弯，末端常延長成肋刺，節与節之間以关節相連，每節軸部都有向前延伸的部分，插入其前節的下面（圖9—5）；因此胸甲可以伸縮活动，使身体卷曲。每節的軸部和肋叶靠前部都具有横溝，称为关節溝及肋溝。

尾板蔽盖着身体的腹部，由多个体節緊密結合而成，分節的痕跡有的非常顯著，有的已經模糊不清。横向也划分为中央的軸部及兩側的肋叶。尾板的周圍常成整齐的尾緣。以一道連續的緣溝与其他部分分开，有的三叶虫順着尾緣生尾刺。尾刺的特点，常为鑑定屬的根据。

初期的三叶虫尾板往往很小，僅成刺狀或小球狀，如*Olenellus*及*Redlichia*，以后有發展变大的趋向。胸甲与尾板有相互消長的关系，胸節少的三叶虫常具較大的尾；反之，胸節多的三叶虫尾往往較小，因此尾板的增長是胸節后部与之結合的結果。

三叶虫的腹面，头部边緣由背甲轉折过來的襯边所复盖。顏面綫常延至腹面分割襯边，其末端有时与平行头緣的腹縫合綫連接。三叶虫的口位于头部腹面中部，但偏向后方，在口的前后都生着几丁質的唇板，近長方形或橢圓形的下唇板，位于口的前方，直接与襯边連接；另一片較小的后唇板位于口的后方（圖9—1）；还有些三叶虫，在

下唇板的前面發育了上唇板，上唇板以腹縫合綫及連接綫与襯边分开（圖9—7）。

腹面兩側成对地生長附肢。头部附肢一共五对，胸及尾部則为每節一对（圖9—1）。

根据保存完全的*Triarthrus*三叶虫的附肢屬双叉型，由一大節基肢，生出形狀与構造均不相同的內肢与外肢，基肢与位于背溝下面的突起連接。內肢細長，由六節組成，末節生三根剛毛，为司爬行的附肢。外肢構造変化較多，但主要为一片扁平板，一側密生剛毛，板的基部一方面与基肢相連，同时也与內肢的第一節相連。外肢的作用是司游泳及呼吸（圖9—3,6）。

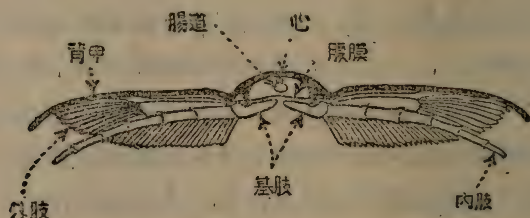


圖9—3．三叶虫胸節横切面

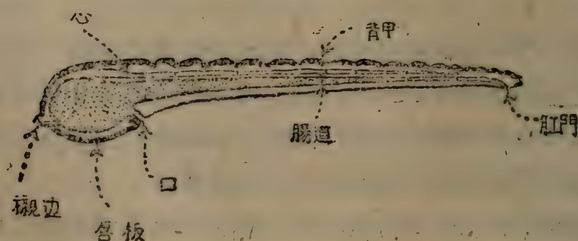


圖9—4．三叶虫沿中軸之縱切面（据 Twenhofel 及 Shrock）

头部第一对附肢为單叉型分節的触角，位于下唇板的兩側，为感覚器官。另四对均为双叉型，位于口后，形狀及構造基本上与胸部和尾

部的附肢一致，唯基肢成为顎片，有司咀嚼的功用，先將食物嚼碎然后送入口中。節肢动物一般都是每節生一对附肢，据此可以推想三叶虫的头甲由六節合成，且头鞍上分節的痕跡在頸环以前最多为五節，也与此數相合。

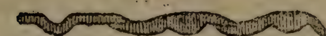


圖 9—5．三叶虫各胸節間的关系

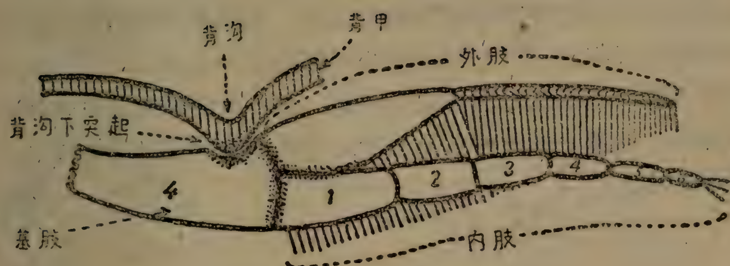


圖 9—6．三叶虫的附肢

分类根据及分类 三叶虫是已經絕滅的动物，对于它們的軟体所知有限，因此主要是依靠外骨骼的特点進行分类。例如：顏面綫的性質及部位、胸節的数目、头甲与尾板的特点、眼的有无及其構造等都可以作为分类的根据。尤其重要的是顏面綫。按照顏面在头甲上的位置不同，首先可將三叶虫綱划分为后頰目与前頰目兩大类，因此顏面綫是三叶虫綱分目的基本根据。

三叶虫个体發育的研究对于分类非常重要，很多三叶虫幼虫特征出入甚大，如不仔細研究其一系列的發育过程，僅僅根据成虫的特点，很难恰当的分类。例如 *Calymene* 一屬，成虫的顏面綫位置介乎后頰目与前頰目之間，而在幼虫階段曾具前頰式的顏面綫；如果不研究其个体發育的各个階段，則无法确定其分类位置。

早在1822年已有古生物学家進行了三叶虫綱的分类工作，但自十九世紀末叶以來，曾为各國学者所普遍采用者是畢奇尔氏（C.E.Beecher）于1897年所作的分类。畢奇尔根据顏面綫的位置將三叶虫綱分三个目。凡顏面綫的后端交于头甲后緣者，均归之于后頰目（Opisthoparia）。顏面綫的后端交于甲側緣者，均归之于前頰目（Proparia）；此外还有些三叶虫在它們的头甲上沒有顏面綫，畢奇尔認为这些三叶虫的自由頰位于头甲腹面边緣，少数在兩个头角处出現于背面，因此顏面綫位于头甲自背面轉向腹面的边緣，或只在头角附近極靠边緣的地方出現，乃把这一类三叶虫列为下頰目（Hypoparia）。由于畢奇尔划分下頰目所根据的实际資料不足，進一步的研究及更多新資料的發現証明，原屬下頰目的各类三叶虫实际分屬后頰目与前頰目，下頰目应不存在。

后頰目（Opisthoparia）

大多数的三叶虫屬于后頰目，其中包括下寒武紀时最早出現和二叠紀时最后滅絕的各屬。

后頰目的顏面綫从头鞍前方向后延伸，經过眼与头甲的后緣相交，象这样划分出來的自由頰包括头角或头刺（圖9—7：1、2）。顏面綫在头鞍前方的部分有时通过前緣延續到腹面的襯边上（圖9—7：3、4），有时在头鞍的前方相交（圖9—7：2）。凡有眼的后頰目三叶虫都是單式复眼，位于自由頰的內側。

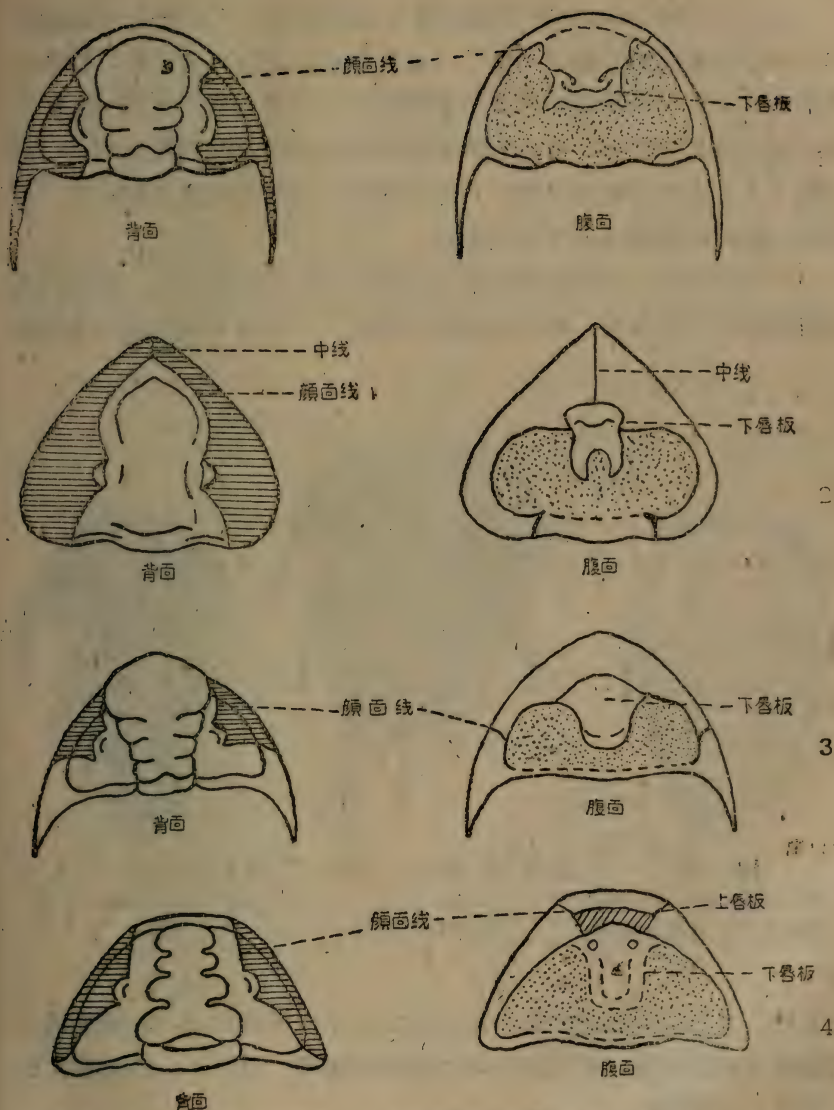


圖 9—7．后頰目与前頰目三叶虫的顏面綫位置（画横綫部分为自由頰）

1—后頰目的顏面綫，延長至腹面与鑲边相交；2—后頰目的顏面綫，在头鞍前面相交为一；3—前頰目的顏面綫，在头鞍前面相交；4—前頰目的顏面綫，延長到腹面与鑲边相交

Redlichia Cossmann（雷氏虫）为亞澳兩洲下寒武紀重要屬之一，头甲近半圓形（圖 9—8），具有錐形或近柱形的头鞍；鞍溝通常为 3 至 4 对，顏面綫的后段常不清楚；一对新月形的眼叶靠近头鞍，因此固定頰極窄，自由頰的寬度一般等于固定頰寬度的兩倍，活动頰上具有發育很好的头刺；胸節数目多，肋叶的末端延伸成刺，尾極小，僅由兩節構成。下寒武紀。

Olenellus Hall 头甲近半圓形具有头刺（圖 9—9），柱形的头鞍前端稍擴大成球形。沒有明顯的顏面綫，一对新月形的眼叶大而靠



圖 9—8. *Redlichia chinensis* Walcott 下寒武紀，華北及華南



圖 9—9. *Olenellus thompsoni* Hall 下寒武紀，北美



圖 9—10. *Holmia Kjerulfi* Linnarson 下寒武紀 瑞典 ×1

近头鞍，其前端与头鞍的第一節相連；胸甲由14節構成，肋節末端向后延伸成較長的刺，第三節肋叶的刺特別發育。尾極小，成刺狀，沒有肋叶。下寒武紀。

Holmia Matthew头甲特征与 *Olenellus* 相同，但在头鞍末節的兩側生一对向后延伸的小刺，胸甲16節，軸叶中央生刺；尾也与 *Olen-*

*ellus*不同，为一片極小的圓板，隱約可見分節痕跡（圖 9—10 ）。

Redlichia，*Olenellus*，*Holmia*三屬有許多共同特点；例如头甲大，尾板極不發育，二者大小比例懸殊；大而呈新月形的眼叶，位置靠近头鞍，胸節的数目多，肋刺發育等都是三叶虫的原始特性，可代表多数下寒武紀三叶虫的一般特征。

Olenellus 与 *Holmia* 都不具顏面綫，也是三叶虫的原始特征之一，但在很少的情況下，与它們同类的某些屬，偶尔具有比較清楚的顏面綫。这种情况說明，最原始的三叶虫可能是沒有顏面綫的，而 *Olenellus* 与*Holmia* 則为顏面綫开始發生的一类三叶虫的代表。

Paradoxides Brongniart（兜头虫）为背甲狹長的三叶虫（圖 9—11），头甲呈横寬的半圓形，具顯著的边緣及極長的头刺，头鞍前端較寬被 2 至 4 对鞍溝所划分，鞍溝常至头鞍中央相連，眼叶腎狀，离开头鞍稍远；胸甲由16至20節構成，肋叶末端向后延長成刺；尾板呈小片狀，其軸部分 2—8 節。中寒武紀。

Ptychoparia（褶綫虫） 头甲半圓形（圖 9—12），略横寬，头鞍錐形或截頂錐形，具有 2 至 3 对鞍

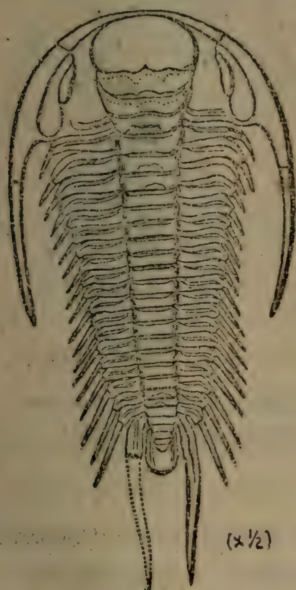


圖 9—11. *Paradoxides bohemicus* Barrande 中寒武紀，捷克斯洛伐克 $^1/_2$



圖 9—12. *Ptychoparia kochibei* Walcott 中寒武紀山东張夏× 4

溝，顏面綫的后端接近头角，头鞍前方为較寬的前顏面及顯著的前緣。眼叶小，距头鞍較远，以明顯的眼綫与头鞍的前端相連，眼綫平直或外側稍稍下斜；固定頰較寬；胸甲分14節，軸叶比肋叶稍窄；尾小，呈横寬的半圓形，明顯的划分为軸叶及两个肋叶，分節的痕跡清楚。下—中寒武紀。

Bailiella Matthew（畢氏虫） 头甲半圓形(圖9—13)，具錐形头鞍，为三对不明顯的鞍溝所划分，头鞍前方为較寬的前顏面及顯著的前緣，固定頰極寬，自由頰極窄，具直而短的头刺，无眼；尾板小，呈半圓形，尾軸叶分三節。中寒武紀。

Olenus Dalman（油節虫） 头甲近半圓形（圖9—14），前端略方，头鞍短近柱形，三对鞍溝常不顯著，眼小，位置近头鞍的前端，以眼綫与头鞍相連；胸甲由12—15節組成；尾小，軸叶分3—5節上寒武紀。







圖9—13. *Bailiella ulrichi* Endo 中寒武紀，山东烟台，×1头甲及尾板

圖9—14. *Olenus truncatus* Brunn 上寒武紀，瑞典×1

Damesella Walcott（德氏虫） 为背甲表面具斑点的三叶虫（圖9—15），头甲横寬，頭部与尾甲大小相等，头鞍截頂錐形具两对鞍溝，有时多于两对，眼小突出，位置相当于头鞍的中段，由眼綫与头鞍相連，固定頰寬，寬度等于头鞍，自由頰近三角形；胸甲共12節，

肋叶平直；尾板近半圆形，軸叶錐狀，尾緣生5对以上的尾刺（常为6对）。中寒武紀。

Blackwelderia Walcott（蝶蝶虫）头甲横寬，表面具斑点，头鞍截頂錐形，鞍溝兩对以上。头甲的前緣極凸，向后与头鞍之間为窄而向下凹的前顏面，固定頰寬，顯著地凸起。尾近三角形，軸叶至少分四節，末節極尖尾緣生刺，通常为七对（圖9—16）。中—上寒武紀。

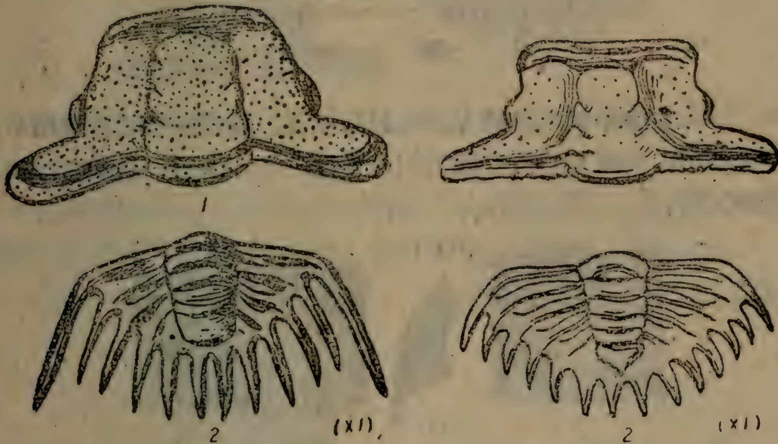


圖9—15. *Damesella blackwelderi* Walcott 中寒武紀 山东 1—頭部×1；2—尾板×1

圖1—16. *Blackwelderia sinensis* Berg eron 上寒武紀 山东 1—頭部；2—尾板×1

Drepanura Bergeron（蝙蝠虫）头甲横寬（圖9—17），頭部近三角形，头鞍寬短前端收縮，鞍溝兩对至三对，眼叶小而凸出，位置緊靠头鞍头第一節的兩側。尾板与头甲等大，具近錐形突起的軸叶，肋叶分節不清楚，兩側生一对大刺，后緣生六对鋸齒狀的小刺。上寒武紀。

Anomocare Angelin头甲半圓形(圖9—18)，头刺顯著，头鞍錐形或近柱形，具三对鞍溝，头鞍前方为較寬的前顏面及前緣；眼叶新

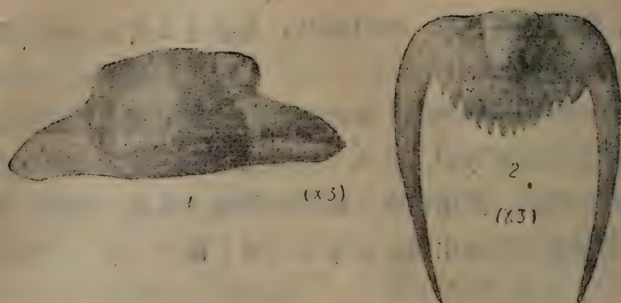


圖 9—17. *Drepanura premesnili* Bergeron 山东
1—顱部；2—尾板×3

月形，以向兩側傾斜的眼綫与头鞍前端相連；固定頰較活动頰稍窄。尾甲半圓形，具錐形的軸叶及下凹的寬边，軸叶極凸，肋溝常达到尾緣中寒武紀。

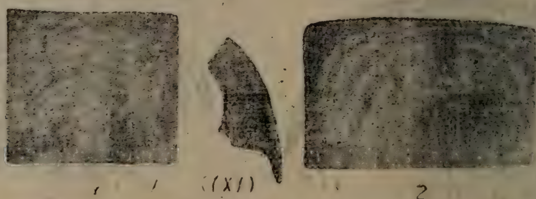


圖 9—18. *Anomocare* laeve 中寒武紀 瑞典
1—顱部及自由頰×1；2—尾板

Anomocarella Walcott 与 *Anomocare* 相似（圖 9—19），主要的区别在于前者不具鞍溝，或鞍溝極其微弱；前緣及前顏面較窄，二者

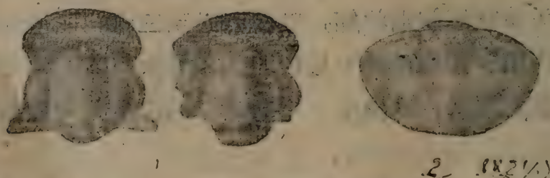


圖 9—19. *Anomocarella chinensis* Walcott 中寒武紀 山东
1—顱部×1.5；2—尾板×2.5

的寬度大致相等，前緣中央常向后突出形成对头鞍中綫的尖脊。中寒武紀。

Changshania Sun（長山虫）　头甲半圓形（圖 9—20），头鞍狹長，錐形或截頂錐形，不具鞍溝，頸溝平直，頸环各段寬度一致；眼叶長度相当于头鞍的 2/3，固定頰窄，自由頰較寬，具細長的头刺；



圖 9—20. *Changshania conica* Sun 上寒武紀，河北开平
1—頭部×2；2—尾板×3

头甲前緣窄而凸，与头鞍之間为寬而下凹的前顏面。尾板寬，前緣与側緣相交成銳角并向兩側延伸，軸叶錐狀，分五節。上寒武紀。

Kaolishania Sun（蒿里山虫）　头甲横寬（圖 9—21），近半圓形，

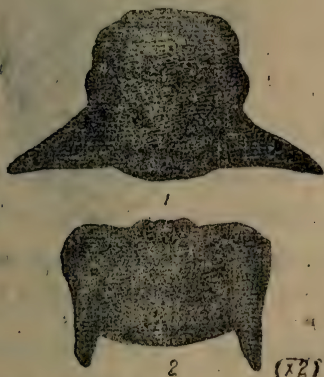


圖 9—21. *Kaolishania pustuloas* Sun 上寒武紀　山东泰安
1—頭部×2；2—尾板×2

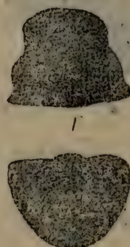


圖 9—22. *Tsinania canens* Walcott 上寒武紀　山东
1—頭部×1；2—尾板×1

头鞍截頂錐形，三对鞍溝，第三对內端向后弯，前緣突出，前緣溝深；固定頰微微凸起，寬度相当头鞍的 1/2；眼叶以向兩側傾斜的眼

綫与头鞍相連，自由頰比固定頰寬，具圓棍狀头刺；尾板近方形，軸叶凸起，分節清楚，共七節，肋叶分六節，第二節向后延長成尾刺，后部具尾緣。上寒武紀。

Tsinania Walcott（济南虫） 表面光滑(圖9—22)，背溝及分節界限均不清楚，顱部近方形，中央为長方形头鞍，但界限不清楚，眼小，位置相当于头鞍中段；尾板半圓或近三角形，略与头甲等大，軸叶錐形，細長，与肋叶的分界模糊，尾板分節密，其痕跡隱約可見。上寒武紀。

Dorypyge Dames（叉尾虫） 顱部極凸(圖9—23)，头鞍近柱形，具三对水平的鞍溝，常不顯著，頸环中央变寬，生一枚頸刺。尾

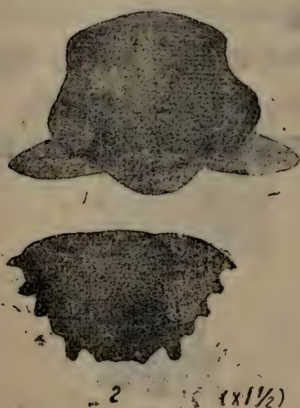


圖9—23. *Dorypyge richthofeni* Dames 中寒武紀 山东
1—顱部×1.5; 2—尾板×1.5



圖9—24. *Saukia lodensis* Whitfield 上寒武紀 北美×1

板与头甲等大，呈倒梯形，軸叶凸出，軸叶与肋叶均分節明顯，生尾刺数对，刺数与肋叶的節数符合。中寒武紀。

Saukia Walcott（索氏虫） 背甲上生許多小瘤(圖9—24)，头鞍近柱形，具兩对顯著的鞍溝。有極凸的前緣由一条深溝与头鞍分开。固定頰極窄，顱部呈長方形，自由頰寬，头刺細長，胸甲12節。尾板

近橢圓形，軸叶錐形，由 4—5 節組成，具凹而光滑的尾緣。上寒武紀。

Ptychaspis（褶盾虫） 头甲寬（圖 6—25、26），半圓形，头鞍近柱形，兩对鞍溝常延至头鞍中央相連、头鞍的前叶最突出。固定頰寬，眼叶小，位置近头鞍的前端，自由頰与固定頰的寬度相等，头刺發育。尾板半圓形略横寬，具平滑的尾緣。

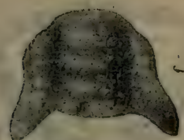




圖 9—25. *Ptychaspis ceto* Walcott 上寒武紀 山东
1—顳部×1；2—尾板×1



圖 9—26. *Ptychaspis subglobosa* Grabau 上寒武紀 山东

Quadraticephalus Sun（方头虫） 头甲横寬（圖 9—27），近半圓形，顳部長方形；近柱形的头鞍具三对鞍溝，第三对內端向后斜并延至头鞍中央相連，头鞍中央常具一条縱脊；固定頰窄，寬度不及头鞍的一半，自由頰寬，且有粗大的头刺。上寒武紀。

Asaphus Brongniart（櫛虫） 头甲半圓形或近三角形（圖9—28），头角鈍圓或延伸成头刺，头鞍前端膨大，眼叶大而凸起，顏面綫常在头鞍前方匯合；胸甲 8 節，不生肋刺。尾板与头甲等大，半圓形，肋叶分節常不清楚，身体常卷曲。奧陶紀。

Isotelus Dekay（等称虫） 头甲与尾板等大（圖 9—29），均近半圓形或近三角形；头鞍的界限模糊，顏面綫在头鞍前方相交，眼叶凸，位于顏面綫的中段。胸甲的軸叶寬，肋叶較窄，末端鈍圓。尾板

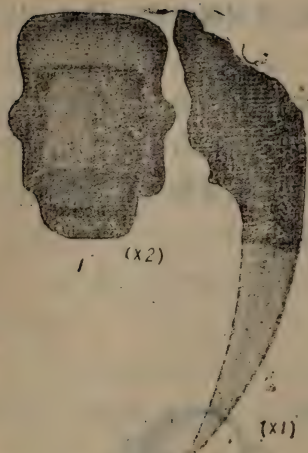


圖 9—27. *Quadraticephalus* Walcott Sun 上寒武紀，山东
1—頭部×2；2—頰刺×1



圖 9—28. *Asaphus expansus* (Linn) 奥陶紀 伊斯蘭
1—头甲及尾板；2—身体卷曲

的軸叶不分節，肋叶分節的痕跡模糊。头及尾均具平綠。奥陶紀。

Eoisotelus Wang（古等称虫） 头甲与尾板等大(圖 9—30)，头



圖 9—29. *Isotelus gigas* DeKay 奥陶紀 北美

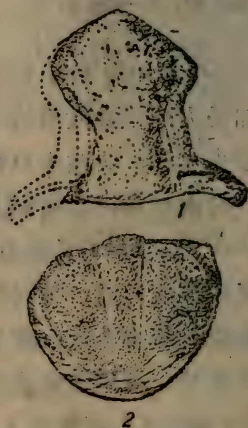


圖 9—30. *Eoisotelus orientalis* Wang 下奥陶紀 河北
1—頭部×1；2—尾板×1/2

鞍前端膨大，由寬而深的背溝与固定頰分开。胸甲的軸叶窄，肋叶較寬。其他特征与*Isotelus*相同。下一中奧陶紀。

Phillipsia Portlock（费氏虫） 头甲与尾板等大（圖 9—31），均呈半圓形。头鞍近柱形，具三对鞍溝，最后一对內端向后弯。眼叶腎狀，固定頰極窄。头甲具整齐的边緣，胸甲分 9 節，肋叶末端鈍圓。尾板由 12—18 節組成，肋叶分節痕跡达于边緣。泥盆紀—二叠紀。

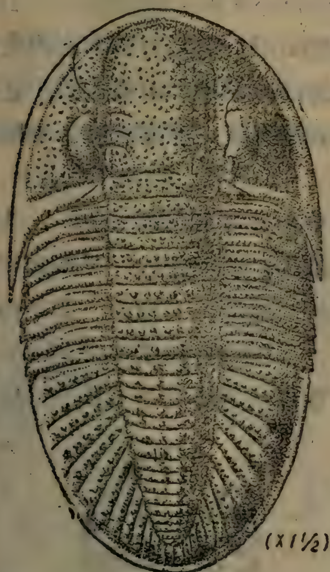


圖 9—31. *Phillipsia semmulitera* Phillips 下石炭紀×1·5

Trinucleus Murch.（三瘤虫）头甲大，具極長的头刺；头鞍卵圓形，極凸，与凸起的兩頰呈三瘤狀；沒有顏面綫，成年后眼睛消失。头甲的前緣与側緣均寬，上面有排列整齐的小坑。胸

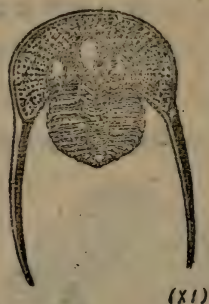


圖 9—32. *Trinucleus goldfussi* Barrande 奧陶紀 捷克斯洛伐克×1

甲由六節組成，尾板小，呈短寬的三角形（圖 9—32）奧陶紀。

欧洲下奧陶系中發現的*Orometopus*一屬身体構造与*Trinucleus*極其相似，但有眼睛和明顯的后頰式顏面綫。由这一点証明 *Trinucleus* 起源于具有后頰式顏面綫的祖先，后来由于适应挖掘式的生活，需要堅固的头甲，因而固定頰与自由頰癒合。成年后眼睛消失，也是因为

挖泥生活不用眼睛的緣故。

前 頰 目（Proparia）

前頰目的顏面綫从头鞍的前方向后延伸，經过眼即轉向兩側，与头甲的側緣相交。顏面綫在头鞍前方的部分，有时通过前緣延續到腹側的襯边上（圖9—7：3、4），有时則在头鞍的前方相交。象这样划分出來的自由頰，位于头角的前方，头角或头刺变成了固定頰的一部分。

典型的前頰目代表开始出現于下奧陶紀，經过志留紀和泥盆紀时的迅速發展和分化，在石炭紀开始以前即行滅絕；但前頰目中还包括一部顏面綫消失了的早期代表，它們最早出現于下寒武紀，奧陶紀以后便告絕跡。

Phacops Emmrich（眼睛虫） 背甲橢圓形(圖9—34)，头略大于尾，头甲上生許多突起，头鞍前部膨大，頸环前的一对鞍溝至中央相連。顏面綫在前方相交，一对复式复眼大而呈腎臟形。胸甲由11節構成，尾板近半圓形，軸叶末端变尖，分節的痕跡清楚。*Phacops* 有卷曲的習性，卷曲时使头甲与尾甲順腹面的边緣密合（圖9—33），



圖 9—33. 身体卷曲的 *Phacops sternbergi* Barrande



圖 9—34. *Phacops fecundus* Barrande 泥盆紀 波希米亞 ×1/2

胸甲拱起，将腹膜与節肢完全保护在背甲里面。志留紀—泥盆紀。

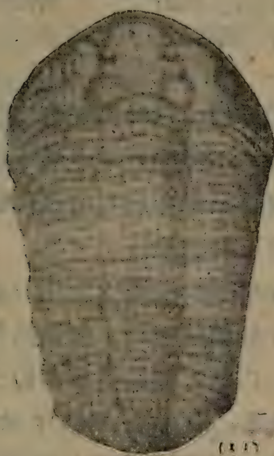
Encrinurus Emmrich（*Coronocephalus*）（彗星虫）（王冠虫）头甲上多瘤（圖9—35），头甲近半圓形或近三角形，头角延伸成極長的头刺，向后超过尾甲后緣。头鞍前端膨大成球形，后段縮小成圓柱狀，被三条横溝分成三節。胸甲共11節，尾板近三角形，軸部分節痕跡靠兩側明顯，至中央模糊，節数多于兩肋。奥陶紀—志留紀。

Calymene Brongniart（隱头虫）头甲近三角形，具截頂錐狀的头鞍，三对鞍溝第一对常不顯著，后兩对寬而深，划分成近圓形的側叶。顏面綫等分头角，可以說是后頰目与前頰目的中間类型，但在其个体發育中，幼虫时期顏面綫呈前頰式，因此列为前頰目。胸甲由11節組成。尾板分節清楚，肋叶顯著的向后弯。*Calymene* 与*Phacops* 相似，身体常常卷曲。奥陶紀—泥盆紀。

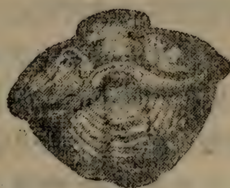


(×2)

圖 9—35. *Encrinurus rex*（Grabau）Wang 中志留紀 南京龍潭×2



(×1)



2

圖 9—36. 1—*Calymene conspicus* 志留紀 爱沙尼亞；2—*Calymene meeki* Forst 奥陶紀 北美，示身体卷曲的形象

*Agnostus*❶ Brongniart（球接子）为最小的三叶虫，整个背甲，

Agnostus ❶沒有眼及顏面綫，可能是由于固定頰与自由頰結合，因此二者均消失。*Agnostus*的祖型 *Mollisonia* 具有不顯著的前頰式顏面綫；其近親 *Pagetia* 亦具前頰式顏面綫（圖9—38），故列入前頰目。

常不及1厘米。头尾等大并且形狀相似，均为大半个圓形，头鞍的前端較尖。尾軸的末端鈍圓；沒有眼及顏面綫；胸甲僅由二節組成（圖9—37）。寒武紀。

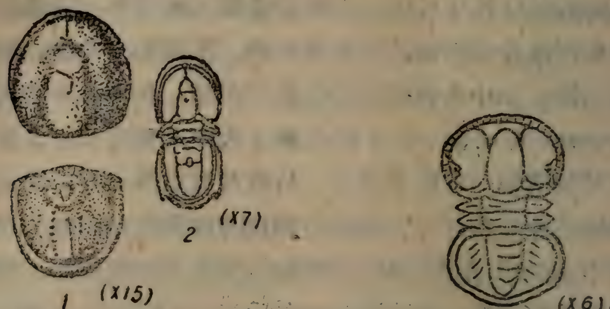


圖 9—37. 1—*Agnostus cyclopygiformis* Sun 2—*Agnostus pisiformis* (Linne) 上寒武紀，瑞典

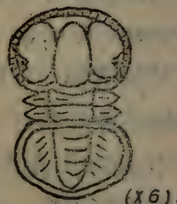


圖 9—38. *Pagetia bos es* Walcott 奥陶紀 英屬哥倫比亞

生活方式及化石保存特点　三叶虫既为早已滅絕的动物，对于它們的生活習性和生活环境，不可能通过实地观察來研究，只能根据它們的外骨骼構造、化石埋葬及保存狀态与現代節肢动物对比，并且借助于与它們共同保存的化石群來推斷。

三叶虫的遺体总是和典型的海棲生物化石共同保存，因此可以断定它們是生活在海洋中的節肢动物。复雜的骨骼構造变化証明，三叶虫在海洋中的分布相当广泛，能夠适应多种多样的生活环境。

Olenellus 的背甲構造，以結合成整片的头甲、靠近头鞍的复眼、及刺狀的小尾为特点，与現代海洋中的鱟类（*Limulus*）十分相似。而現代的鱟类几乎全部生活于沿岸的砂質海底，用它們头胸甲銳利的前緣鑽入淤泥和砂礫，同时用刺狀的劍尾插入泥沙支撑着身体前進。当遭遇意外使身体傾側或翻轉时，也借劍尾的帮助恢复其正常位置。身体的構造特点是与生活环境和方式相适应的，因此 *Olenellus* 在海洋中的分布及其習性也类似現代的鱟类。其他許多尾甲末端尖銳或

者生刺的三叶虫，如 *Dalmanites*等（圖9—39），尾甲的作用都可能与*Olenellus*相同，反映着与*Olenellus*一样的生活方式。

Trinucleus 的复眼消失，头甲結合成坚固的整片，也是在泥沙中穴居生活的特征，曾經找到由泥沙充填而形成的 *Trinucleus* 胃腸內模，說明这一类三叶虫像現代的蚯蚓一样，可能的吞食泥沙而从中吸取养料的。眼睛消失的三叶虫多半棲居于較深的海底或营挖掘生活。



圖9—39. *Dalmanites limulurus* Green 志留紀 北美

眼特别大并且位于头甲边緣的三叶虫（如 *Aeglina*,圖9—40C），其視綫可以照顧到上下左右各方面，代表远洋区游泳或漂浮的类型。現代有些生活于广闊远洋的甲壳类营一种夜游的生活，白晝棲息于陽光微弱的海底，夜間升起，活动于远洋的海面。它們都生有巨大而靠边緣的眼睛。象 *Phacops*，以具有較大眼、头鞍膨大为特征，也代表游泳生活类型。特别膨大的头鞍可能是为了适应漂浮生活，变成了漂浮器官的結果。

有些三叶虫（如 *Acidaspis*，圖9—40E）在背甲的各部分附生許多細刺，也是适应漂浮生活的結果。許多細刺在平行背腹面的平面上排开，擴大身体的面積，減小身体的比重，更有利于漂浮。

尾板特别發育、長得跟头甲一样大小的三叶虫，常常是适应游泳生活的結果。大而有力的尾上下擺动起着推進器的作用，使身体迅速前進。特别是当尾板向下向前划动时，可使身体迅速后退，躲避前方的敌人。此外，象 *Asaphus*, *Calymene*, *Phacops*和其他一些三叶虫都有卷曲的特性，是一种保护身体，抵禦侵襲的措施。

象現代的許多節肢动物一样，三叶虫以蛻壳的方式生長，一生之中蛻壳数次，因此由空壳保存下來的化石应当远远超过于眞正的遺体。在同一个化石群中，分别保存的几塊标本，很可能就是同一个三

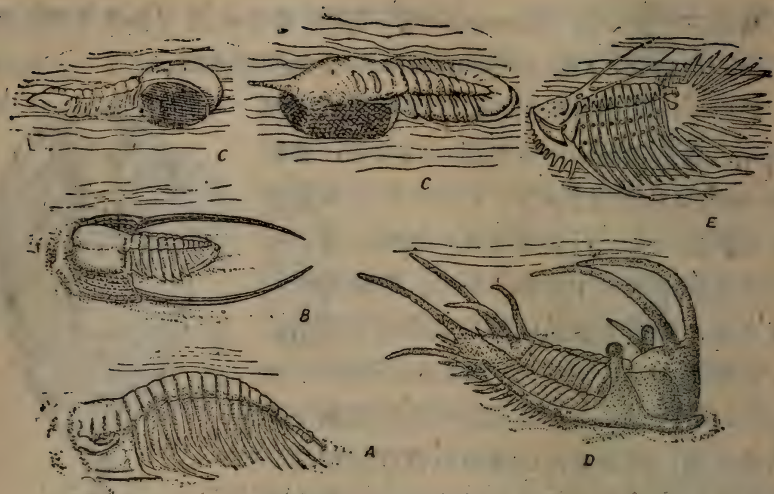


圖 9—40. 各种三叶虫的生活方式:

A—*Olenellus* 用刺尾支持身体在泥沙海底上前進；*B*—*Trinucleus*的挖泥生活方式；*C*—远洋淺水中游泳的 *Aeglina*（左）及 *Symphysops*；（右）；*D*—在淺海底上爬行的 *Ceratarges*（兩狠向上視）；*E*—淺海中漂浮的 *Acidaspis*

叶虫歷次蜕掉的空壳，对同一种屬各階段的蜕壳作系統的研究，可以确定三叶虫个体發育的歷史，从而了解它們的親緣关系研究它們的种族起源及系統發展歷史。

大量堆積的三叶虫外骨骼碎片，例如分散的自由頰、顱部、胸節、節肢和尾板等，多半是蜕壳破碎的結果。这些碎片由于它們只是空壳的一部分，比重小，經过水流搬运，很少在三叶虫原來生活或死亡的地方就地埋葬下來；一般都被搬到远离它們原來生活的地区，形成異地埋葬群。只有保存完整的化石，最好是背面和腹面都完好的保存，才可能是当地埋葬下來的；因此当我們根据化石研究三叶虫的生活环境时，首先应当注意化石保存的狀态。

地史分布 三叶虫化石开始出現于下寒武紀，最早的代表已經具备相当复雜的構造，这説明可能早在寒武紀，已經存在着沒有外骨骼的三叶虫祖先。

三叶虫各重要属的地史分布

分类	时代	寒武紀	奥陶紀	志留紀	泥盆紀	石炭紀	二叠紀
后颊目	*Redlichia*	—					
	Olenellus	—					
	Holmia	—					
	Paradoxides	—					
	Ptychoparia	—					
	Bailiella	—					
	Olenus	—					
	Damesella	—					
	Blackwelderia	—					
	Drepanura	—					
	Anomocare	—					
	Anomocarella	—					
	Chengshania	—					
	Kaolishania	—					
	Tsinania	—					
	Dorypyge	—					
	Saukia	—					
	Ptychaspis	—					
	Quadraticephalus	—					
	Asaphus		—				
	Isotelus		—				
	Eoisotelus		—				
	Phillipsia					—	—
	Trinucleus		—				
前颊目	*Phacops*			—	—	—	
	Encrinurus		—	—			
	Calymene		—	—	—		
	Agnostus	—	—				

寒武紀和奥陶紀是三叶虫最为繁盛的时代，在寒武紀时演化迅速，地理分布广，世界各洲包括我國在內，寒武系的分層主要根据三叶虫化石①。奥陶紀时許多新的种类發生，为种类最全的时期。从志留紀开始衰退，至二叠紀僅遺留最后少数几屬，这几屬的絕跡代表着整个三叶虫綱的滅絕。

有人認为头足类和原始魚种的兴起可能是促使三叶虫滅絕的原因之一。在寒武紀的海洋中，三叶虫很少碰到比它們更为強大的競爭者，这对它們的發展是个有利的条件。奥陶紀时大型的头足类兴起，三叶虫很可能变成了它們吞食的对象。志留紀和泥盆紀时魚类不断的發展，而三叶虫綱則走上了急剧衰退的道路，魚类的吞食可能是加速它們滅亡的原因之一。

第二綱　甲　壳　綱

一般特征　甲壳綱是水生的節肢动物，无論淡水或鹹水里面都有它們生存，有的棲居水底，有的营游泳或浮游生活，还有極少数从沿岸地帶進入大陸，生活在陸地上潮湿的环境里。由于适应水中生活，它們的呼吸器官主要是鰓，有些薄壳的甲壳动物，通过皮膚呼吸，更有些用節肢营呼吸作用。

身体一般可以分为头、胸、腹三部分。胸部的部分或全部体節常与头部結合，構成头胸部。体節的数目很不一致，少数甲壳類的身体不分節，僅具節肢，比較原始的种类体節較多，愈高級的种类体節愈少，体節由于彼此結合而逐漸減少是甲壳动物的演化方向。

头部由五節或六節構成，最前面的一節为头節；眼位于头節上面，除成对的复眼之外，常具不成对的單眼。單眼可以是一个，也可以是多个。头部共生五对節肢。第一对为小触角，第二对为触角，第

---

① 孙云鑄教授是我國最早研究三葉虫化石的古生物学家，孙氏的工作中，結合寒武紀的地層划分，对華北上寒武紀三葉虫标准化石的研究尤为詳尽。

三对为撕碎食物用的顎，其余为步足（圖9—41）。

胸部和腹部的附肢，由于分工的結果，構造和形狀上也各有不同。靠前面的几对常为顎足，后面的若干对可能分化为游泳足和步足，变成呼吸器官或附生生殖器官。

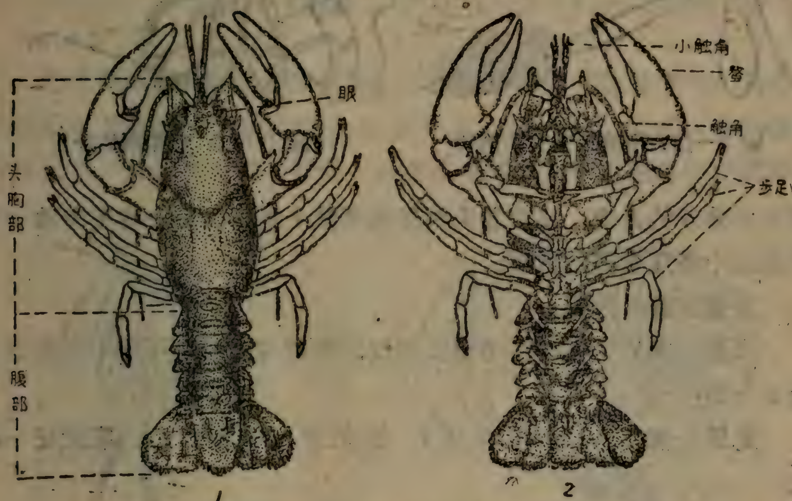


圖 9—41. 甲壳綱身体構造

1—背面；2—腹面 *Astacus fluviatilis* 現代

除兩对触角呈單叉型外，多数甲壳动物的其他附肢均呈双叉型。与身体相接的部分为基肢，通常由兩節構成，由基肢分生出內肢及外肢（圖9—42）。有些甲壳动物其外肢消失，变成單叉型附肢。

低等的甲壳动物常具叶足式的附肢，叶足扁平而寬，中間为軸部，外側生一个或一个以上的外叶。內側生一排內叶，最靠基部的內叶具顎的功用（圖9—43）。

外骨骼的成分或完全为几丁質，或在几丁質中摻雜碳酸鈣或磷酸鈣，或完全为灰質。其構造一般完全符合于軟体，成为划分头、胸、腹三部分的背甲，或者头胸結合形成头胸甲；但有些甲壳动物則以兩

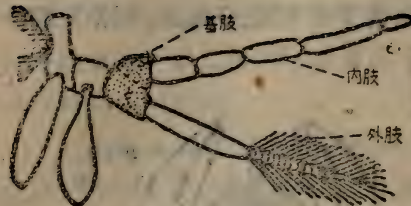


圖 9—42. 甲壳綱双叉型節肢



圖 9—43. 甲壳綱的叶足

瓣左右分开的介壳，复盖着头胸部或者整个身体；另一些甲壳动物外骨骼由十多片介壳所組成。

分类根据及分类

根据甲壳的性質与类型以及節肢的性質与功用，可將甲壳綱划分为五个綱：

鰓足亞綱（Branchiopoda） 具叶足的甲壳动物。寒武紀—現代。

介形亞綱（Ostracoda） 具兩瓣甲壳的微小甲壳动物。寒武紀—現代。

橈足亞綱（Copepoda） 微小的甲壳动物，身体分 9 節，僅前 5 節生有附肢，自由游泳或营寄生生活，沒有甲壳，僅为現代生物，尙未發現化石。例如水蚤。

蔓足亞綱（Cirripedia） 海生甲壳动物，成年后固着生長，其固着的对象为海底，其他动物或漂浮的如輪船的底部。身体不分節或者分節不顯著。具六对捕食用的附肢，身体包有外套膜，上复多片灰質甲壳，还有少数营寄生生活，不具甲壳。例如藤壶。志留紀—現代，化石極少。

軟甲亞綱（Malacostraca） 大部分为水生甲壳动物，以海棲游泳为主。体節有定数，一般为20—21節，头部 5 節，胸部 8 節，腹部

7—8 節。头部各節癒合并常与部分或全部胸節癒合而形成头胸部。身体各部均生附肢，例如蟯蝌、鳌蝦。志留紀—現代。現代的种屬極多，化石很少。

第一亞綱　鰓足亞綱（Branchiopoda）

鰓足亞綱为典型的水生动物，分布于各种含鹽量的水中，其中以在半鹹水及淡水中生活者較多。鰓附生于某些附肢上，故名。有的鰓足动物沒有甲壳，身体完全裸露，具有甲壳者其形狀及構造变化較多，



圖 9—44. *Apus cancriformis*，現代。×1.5



圖 9—45. *Estheria belfragei*，側視，現代，左瓣去掉示軟体構造×5

有的具背甲（如現代湖泊中的 *Apus*—鱟虫）（圖9—44）。有的在头胸部复以兩瓣灰質介壳（如 *Estheria*—叶肢介）体節的数目極不一致。附肢均为叶足。



圖 9—46. *Estheria sinkiangensis* 側視，僅見右瓣，上侏罗紀（？）新疆吐魯番×4 1/3

Estheria Ruppel（叶肢介）具兩瓣極薄的介壳，一片为左瓣，另一片为右瓣，二者大小及形狀相等，近橢圓形，背側为平直的鉸合边，表面具同心綫，每兩条同心綫間常有分枝狀細紋（圖9—45，46）。泥盆紀—現代。

第二亞綱　介形亞綱（Ostracoda）

介形亞綱全部为水生动物，在海水中更为繁殖，常大量成群出現，有的浮游于海洋表層，有的沿海底爬行；主要的生活領域为淺海，以腐爛的植物和动物的屍体为食。

身体分節不明顯，共生七对附肢，包括兩对触角、一对大顎、兩对小顎、兩对足。淡水生活者具三对足，缺少一对小顎。头部兩側生一对側眼，中央生一个單独小眼（圖 9—47）。



圖 9—47. 介形亞綱身体及甲壳的構造

1—*Cypridina messinensis* 現代；2—*Cypris fusca* 現代

兩瓣几丁質或灰質或几丁——石灰質的甲壳保护整个身体。一般壳長 0.5—4 毫米，最大者可达30毫米。在身体右側者为右瓣，左側者为左瓣，二者大小有时相等或不等。兩瓣不等时，大瓣常从不同的方向包住小瓣，形成叠复現象。有的在背側叠复，有的在复側叠复，有的則在前后端叠复，有时各个方向均叠复。兩瓣沿背側較为平直的鉸合边相連接，附着于鉸合边附近的韌帶收縮可使兩瓣張开，閉肌收縮

则使两瓣关閉。閉肌的兩端各附着一瓣的內面，因而在壳的內面近中心处留下明顯的肌痕。每瓣前端近鉸合边的地方，相当于側眼的位置，各生一个眼点。

介形亞綱都是微小的动物，其甲壳的寬度，最小者不到1毫米，最大者不过20多毫米。因而对于它們的化石，常須在顯微鏡下研究，为微体化石的一部分。有些介形动物介壳表面是光滑的，如 *Leperditia*，有些則具各种不同的花紋，例如 *Chilobolbina* 具細点紋，*Abatochilina* 具粗点紋，*Halliella* 及 *Primitiopsis* 具網紋。又如 *Aeclimina* 介壳上刺極發育；更有些介形动物具有鑲边，如 *Eurychilina*、*Chilo-*



圖 9—48. 各种介形动物介壳的構造及花紋

1—*Leperditia fabulites* Conrad左壳外部，具眼点及左瓣沿腹边的疊复，×2，奧陶紀，北美；2—同上，后端外观，×2，奧陶紀，北美；3—*Chilobolbina dentifera* Bonnema左瓣外观，壳面具細点紋且具鑲边×15，奧陶紀，北美；4—*Abatochilina obesa* Ulrich and Bassler 左瓣外观，具粗点紋鑲边，×18，奧陶紀，北美；5—*Halliella retifera* Ulrich 右瓣外观，具網紋×20，中泥盆紀，哥特蘭島；6—*Primitiopsis planifrons* Jones 左瓣外观，具網紋，×20，志留紀，哥特蘭島；7—*Aeclimina cuspidata* Jones & Holl，左瓣外观，刺極發育，×20，下泥盆紀，北美；8—*Eurychilina reticulata* Ulrich左瓣外观，具網紋及鑲边，×20，奧陶紀，北美；9—*Ceratopsis chambersi* 右瓣，*aa* 及 *a*为前疣，m为中疣，p为后疣，×20，奧陶紀，北美；10—具卵囊的 *Beyrichia*，志留紀；11—*Beyrichia* 介壳的典型分疣情况，a 为前疣，m 为中疣，p 为后疣

*bolbina*等（圖9—48）。

古生代的化石介壳上多分疣現象，可作为鑑定屬的特征，最簡單者是在每瓣的近中央处陷下而成小坑，小坑向背及腹側延長成中槽，有的介壳在中槽的前后各生一疣，前面的为前疣，后面的为中疣；有时中疣后面还可生出后槽划分出后疣，前疣也常被前槽所分割，例如*Ceratopsis*，*Beyrichia*都有复雜的分疣現象。个别的化石代表壳上生有特殊的卵袋構造，卵袋一般都生在壳的腹側靠后部，成極大的近圓形或橢圓形突起。具有卵袋是雌壳的特征（圖9—48）。



圖 9—49. *Leperditia changyient* Grabau 中志留紀，云南霑益，×6

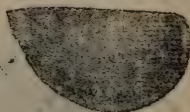


圖 9—50. *Aluta bergeroni* Walcott中寒武紀，山东，放大



圖 9—51. *Primitia tumidiformis* Hou下奥陶紀湖北長陽×34.5

Leperditia Rouault（豆石） 壳呈橢圓形，后端較寬，右瓣大于左瓣。表面光滑或具小瘤，前端靠背側为一对眼点；每瓣內面近中心处各有一个肌痕（圖9—49）。奥陶紀—石炭紀。

Aluta Matthew 兩瓣大小相等，近橢圓形鉸合边平直，前后端及腹側均具整齐的边緣。眼点顯著（圖9—50）。中寒武紀。

Primitia Jones and Holl 兩瓣大致相等，近橢圓形，鉸合边平直，每瓣中部具一个中槽，中槽开始于鉸合边，向腹側延伸，沒有达到腹緣即行消失（圖6—51）奥陶紀—二叠紀。

Beyrichia M'coy（瘤石） 兩瓣大小相等近半圓形，鉸合边平直。每瓣上具2—3条槽，各槽間突起成疣，雌壳具卵袋（圖9—48）。志留紀—泥盆紀。

介形亞綱的化石最早出現于寒武系，此后各时代的地層中亦均有發現。苏联及美國微古生物学家对于含石油地区化石群的研究，証明

介形虫化石具有重要的地層学意义。苏联和我國西北的許多第三紀含油地層中均曾發現丰富的代表。苏联学者研究高加索第三紀油田中介形类化石的結果，肯定了它們鑑定及划分地層的重要性。在我國对于这一类化石的研究还很不夠，今后应当努力。

第二亞門 有螯肢亞門

有螯肢亞門包括許多陸生的節肢动物如蜘蛛、蠍子等，以及部分水生的种类，如鱟与水蚤。現代陸生的有肢螯动物，在比較温暖干燥的地区特别繁殖，大多都是小型的底棲爬行动物。

身体明顯地划分头胸部与腹部。头胸部体節完全癒合，腹部的体節或已癒合或仍保特分節狀态，某些种类腹部最后一節成刺狀劍尾。附肢屬單叉型，共六对，全部位于头胸部，第一对为螯肢，具顎的功用，第二对为脚鬚，司感覺及捕捉食物，后四对均为步足。脚鬚的形狀構造有时与步足无異。

各类有螯肢动物的呼吸器官很不一致，海產的鱟类用鰓呼吸，陸生者則發育了頁肺，或者具备气管，与昆虫的气管相似。

根据呼吸器官和生活方式的不同，本亞門可分为腿口綱及蛛形綱兩大类。

第一綱 腿口綱（Merostomata）

腿口綱是海生用鰓呼吸的有螯肢动物，包括本門中形体最大的代表。身体的前半为头胸部，后半为腹部。具坚固的几丁質背甲，分節情况与軟体符合。

头胸部完全不分節。生六对附肢。腹部有时分節，有时不分節，生六对板狀游泳足，后五对游泳足上生有頁鰓，腹部最后一節常成刺狀劍尾。

腿口綱包括很多古節肢动物，开始出現于寒武紀，志留紀，泥盆紀时趋于繁盛，自中生代即走向衰退，至今僅有*Limulus*（鱟）一屬，共四个种（圖 9—52）。

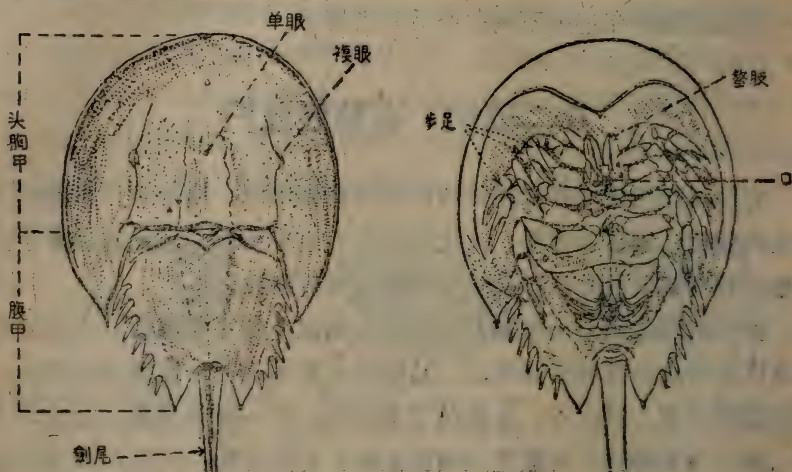


圖 9—52. *Limulus polyphemus*大西洋 現代

Limulus Muller（鱟）背甲呈卵圓形，由头胸甲及腹甲構成，腹甲的后端生有刺狀劍尾。头胸甲与腹甲都已癒合整片，前者近半圓形，靠兩



圖 9—53. *Eurypterus remipes* Dekay 上志留紀 北美×$^1/_4$

旁生一对复眼，中央生一对單眼。后者呈倒梯形。头胸部腹面生六对附肢，腹部生六对板狀游泳足。三叠紀—現代。

Eurypterus Dekay(板足鱟) 背甲狹長，头胸甲近方形或近半圓形，癒合成为整片，靠兩側生一对腎形复眼，中央生一对單眼，腹甲分十二節，最后为刺狀劍尾。腹面，头胸部生六对附肢，第一对为極小的螯肢，自第二对开始附肢逐漸增大，分節增多，第二、三、四、对分六至七節，第五、六分八節，第六对最大（圖 9—53）。奥陶紀—二叠紀。

第二綱　蛛形綱（Arachnida）

蛛形綱包括約30000种現代有螯肢动物。全部陸生，用頁肺或气管呼吸。身体由头胸部及腹部組成，腹部又可分成前腹与后腹。例如志留紀的蠍类化石 *Palaeophonus*，头胸部由六節癒合而成，背面复以几丁質的头胸甲，中央生一对單眼，兩个前側方生許多單眼。前腹由六

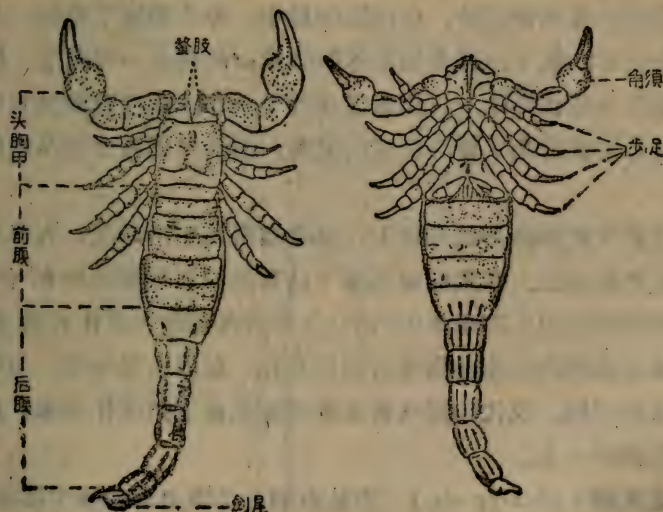


圖 9—54. *Palaeophonus caledonicus* 上志留紀苏格蘭×2

个短寬的体節組成，每節背腹兩側各由一片几丁質甲壳所复盖。后腹由六个細長的体節組成，每節由一环形的几丁質甲壳所包裹，最后一節为尾刺，头胸部生六对附肢；第一对为螯肢，第二对为脚鬚，其余四对为步足（9—54）。

蛛形綱最早的代表出現于志留紀，古生代及中生代的化石不多，第三紀以后才逐漸繁殖，現代为其最盛时期。本綱的化石在我國尙未發現。

第三亞門　有气管亞門

有气管亞門为用气管呼吸的陸生節肢动物，身体分头和軀干或者分头、胸、腹三部。头部生四对附肢，第一对为触角，后三对为顎板、最低級的有气管动物只具一对顎板。

有气管亞門共分三綱：

原气管綱（Protracheata 或 Onychophora）　体形与蠕虫相似，不具外骨骼的有气管动物。身体腹側扁平，分头和軀干兩部。头部由三節癒合而成；軀干由許多同形体節組成，每節生一对附肢，附肢的基部固定的生長在身体上，靠末端分若干小節。原气管綱沒有甲壳，身体外表为柔軟含几丁質的皮膚所包裹，因此其化石主要是軟体的印痕。

現代原气管动物全部为陸生，喜欢潮湿的生活环境，大多分布在热帶或亞热帶地区。寒武紀前地層中已有类似原气管动物的化石出現，北美中寒武紀（布尔澤Burgcss）頁岩內保存这类化石最多。它們都与其他典型的海產动物化石共同存在，証明全屬海生，与現代的原气管动物不同。現代的原气管动物可能是由它們演化而來，并且轉入陸地生活的一支。

多足虫綱（Myriopoda）　多足虫綱也是蠕虫形的陸生節肢动物，例如蜈蚣、蜻蜓。身体分头和軀干兩部，軀干分節数目極不一致，最

少12節，最多可达137節。体節有大小兩种，彼此相間的排列，每節生一对呼吸孔与体內的气管相通。头部具一对触角、三对顎板及簡單的眼。每个体節上生一对或兩对附肢，附肢清楚的分節。

多足虫最早的代表出現于泥盆紀，但在各时代地層中化石稀少。

昆虫綱（Insecta） 昆虫綱为陸生，且大部分能夠飛翔的節肢动物，是动物界种数最多的一綱，已描述的現代昆虫將近一百万种。昆虫的种数繁多是与其高度的繁殖及适应能力分不开的，它們能夠适应多种多样的生活环境，嚴寒的兩極和酷热的近赤道地区都有昆虫分布。

身体明顯地分为头、胸、腹三部。头部由六節癒合而成，背面最前端生一对复眼和三支單眼，腹面的四对附肢变为触角，上顎，下顎及下唇。胸部由三節組成，第一節为前胸，第二節为中胸，第三節为后胸，每節生一对眞正作为足用的附肢。凡有翅的昆虫，在中胸和后胸上各生一对翅。腹部由6—12節組成，但大多为10節，末節与一对分節的尾毛相連（圖9—55）。

根据翅的發育情况，可將昆虫綱划分兩个亞綱。根本不生翅的

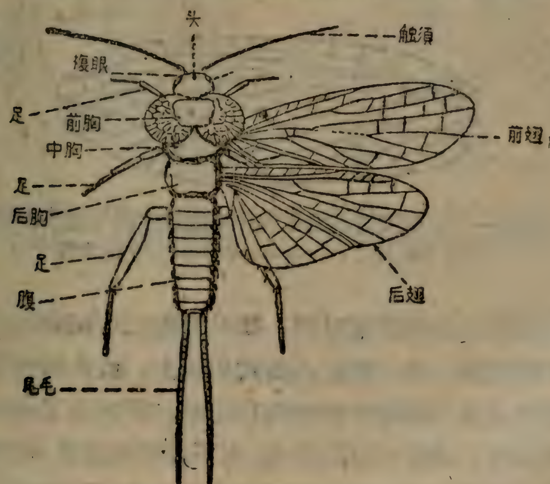


圖 9—55. *Lemmatophora* sp.

（一种二叠紀古昆虫的再造圖，一对左翼略去）

为无翅亞綱（Apterygota），生一对或兩对翅者为有翅亞綱（Pterygota）。无翅亞綱各方面的特征都具有原始性、顯然是比較低等的一类。

有翅亞綱的翅通常为兩对，一对前翅和一对后翅，由中胸和后胸兩側的皮膚褶皺生成；因此为極薄而透明的膜質，上面具有翅脉，脉中有管道，神經及气管通过其間。翅脉分为兩組，与翅的前后緣平行的为縱脉，与縱脉方向垂直者为横脉，翅脉的繁簡与分布狀态具有重要的分类意义（圖 9—56，57）。

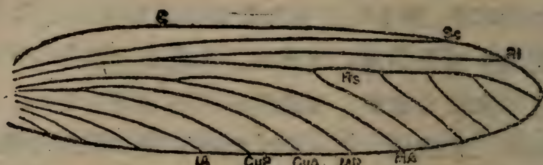


圖 9—56．比較簡單的昆虫翅脉（僅具縱脉）

C—前緣脉，位于翅的前緣，不分叉；Sc—次前緣脉；位于前緣脉之后，有时分叉；Rl—徑脉，共分五支；Rs—徑脉干，徑脉的第二分支；MA，Mp—中脉可有几个分支；CuA，Cup—肘脉，各可分若干支；1A—臀脉，可有数条如A_1A_2等（*Stenodictya* sp.石炭紀法國）

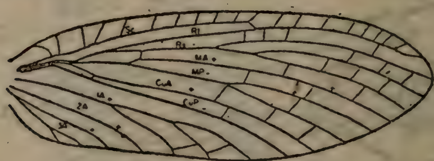


圖 9—57．較复雜的昆虫翅脉（縱脉之間与之垂直排列的为横脉（*Parelmoa reveleta*二叠紀北美）

最早的有翅昆虫均具兩对翅，翅只能作上下运动并且象現在的蜻蜓的一样不能摺叠，这一类是古翅式的昆虫。由古翅式又演化出新翅式，翅不但能夠上下运动且能作前后运动。同时为了便于尋找隱避的处所棲息和產卵，翅变得可以摺叠，在不飛翔的时候，翅便摺叠起來，緊貼着腹部。此后更有一部分新翅式的昆虫前翅逐漸变成几丁質的翅鞘，当后翅摺叠起來的时候，便被翅鞘所复盖；这样就更便于它們在某

些隱避的下面，岩石縫隙或其他洞穴中尋找安全的棲息与產卵处所。很多这样的昆虫，当它們在上述处所找到了更安全的生活环境并且逐漸适应于这种环境时，翅便逐漸退化而消失。成为有翅亞綱派生出來的一些不生翅的昆虫。

昆虫多为雌雄異体，大部分为卵生，由卵孵化以至成虫，有各种不同的發育情况。低等的无翅昆虫在个体發育过程中沒有变态，幼虫与成虫只有大小的差異，沒有形态及構造的区別。有翅的昆虫在个体發育中均有变态，幼虫除无翅外，身体的形态，構造均不同于成虫。僅經幼虫階段而發育为成虫者为不完全变态，从幼虫階段經过蛹再發育成成虫者为完全变态。

最古老的昆虫出現于泥盆紀，都是小型无翅的代表，腹節的兩側还

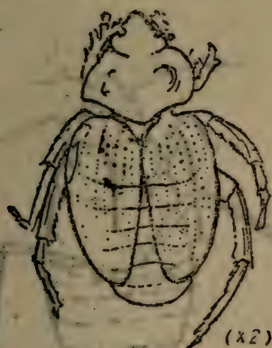


圖 9—58. *Proteroscarabaeus yeni* Ping下白堊紀，山东萊陽×2

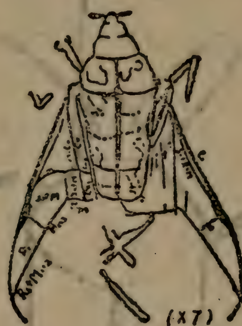


圖 9—59. *Paraulaeus sinicus* Ping 下白堊紀，热河北票×7

生有腹肢消失所遺留的棍狀突起。有翅的昆虫出現于中石炭紀，并且在中、上石炭紀与二叠紀时大为發展，石炭紀时昆虫突然兴盛而且比現代昆虫大得多，以古翅式及不完全变态的种类为主，是因为当时气候温暖、森林繁茂适合于昆虫發展的緣故、二叠紀时完全变态的新翅式昆虫开始兴盛，二叠紀末古翅式的昆虫，大部分絕跡，不完全变态的新翅式昆虫也趋于衰退，是气候逐漸变冷的結果。自中生代至現代

昆虫日益繁殖，第三紀以后达于頂峯，其中以新翅式的昆虫占絕大多数。現代形体較大，不完全变态的昆虫大多分布于温暖地区。

我國的昆虫化石發現不多，最主要的有下列几屬:

Proteroscarabaeus Grabau 头部三角形与前胸癒合，中胸与后胸分界不清，腹部六節，末節鈍圓。触角寬共分七節：三对足中，第三对最大。生有翅鞘，鞘表面具成行的斑点，翅鞘后端僅达到腹部第五節，体長約1.5厘米（圖9—58）。下白堊紀。

Paraulaeus Ping 身体微小，胸部背面中央具縱脊，翅長，前緣脉直，后端較粗，肘脉前端稍曲，后端直，肘脉的第二支極短，臀脉細而直（圖9—59）。下白堊紀。

Mesolygaeus Ping 头部呈三角形，眼較大，突出，触角分四節，

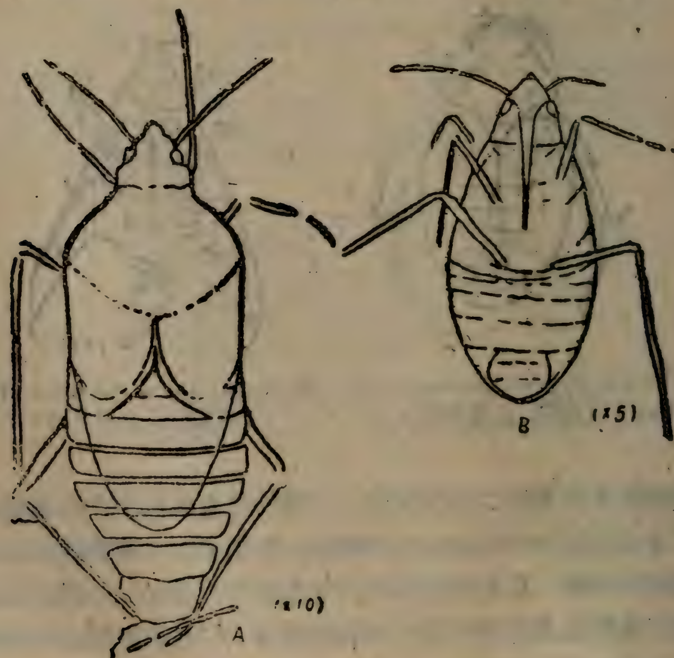


圖 9—60. *Mesolygaeus laiyangensis* Ping 下白堊紀，山东萊陽

A—背面×10 B—腹面×5

細而圓。口呈喙狀向后延伸达于后胸。胸部長度超过头的兩倍，足細長。腹部長，分節多，后部变尖。前翅短僅盖到腹部前端（圖 9—60）。下白堊紀。

Chironomopsis Ping身体微小，長僅 4.5 毫米。头小，眼大，位于头的兩側，胸部寬短，腹長超过胸長的兩倍，末端向上屈，翅長达于腹部末端，足細長，第三節与第四節等長（圖9—61）。下白堊紀。



圖 9—61. *Chironomopsis gracilis* Ping下白堊紀热河北票 ×9

第十章 棘皮动物門（Echinodermata）

一般特征

棘皮动物全屬海生，或固着或移动，自寒武紀起即有化石代表，現代海中仍丰產，淺水深水都有，常成群出現。和棘皮动物共生的有原生动物、海綿、环形动物、軟体动物、節足动物等。表面多具瘤粒及（或）体刺，故名棘皮动物。

幼虫期是兩側对称，成年構造似輻射对称，通常有五輻。輻射性是次生的，即由于从幼虫过渡到固着或很少移动的生活方式的必然結果。大多数具有內骨骼，即形成于中胚層的各种石灰質骨片（蓼板），且骨片常合併为一完整的硬壳。这是眞內骨骼，和其他无脊椎动物不同的特点。由于骨片靠近表皮，有人还誤認为它是外骨骼。骨片常排成五个輻射帶（圖 10—3）。体腔發达，各种內臟即浸潤其中，包括

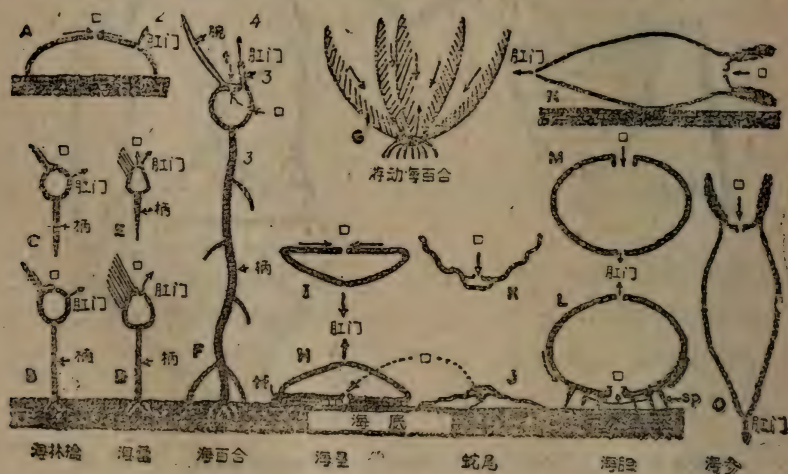


圖 10—1．棘皮动物各綱外形比較圖

与外界相通的極复雜的水营系統或步帶系，后者的重要功能是司运动兼营呼吸。壳的形狀不一，有球形、梨形、星形、瓶形、花蕾形等（圖10—1，10—39）。

如同水管系一样，其他器官（肝臟、生殖器）也都按五輻排列。血液滲透于各器官之間，沒有固定血管。呼吸部分地賴步帶系；如果体壁很薄，也可通过它進行呼吸；此外，水通过口及肛門，也部分起了呼吸作用。棘皮动物沒有特殊的排洩系統。

感覚器官——触覚、視覚、听覚——不甚發育。触覚以管足和触角为主，布滿体壁外表。

个体發育从兩側对称的幼虫起，經过一段时間之后，幼虫以口孔后的背面附着海底，因此而引起器官相应的变化（圖10—2）。身体一边特殊發育以及似輻射对称，都是动物固着的結果。动物固着之后，口順輻射帶方向發展了引導水流入口的纖毛溝，溝有步帶系的輻射分枝。位于体側的肛門和篩板不能占据步帶位置，而处于步帶之間，即間步帶。消化器官和篩板沒有五輻对称。

分　类

棘皮动物可分成年定居的有柄亞門（Pelmatozoa）和移动的无柄亞門（Eleutherozoa），再分为数目如下：

有柄亞門为（Pelmatozoa）固着定居生活，至少在个体生活史上有一个时期，尤其幼年期，是以柄固着生長的。身体分柄、萼及腕三部。

海百合綱（Crinoidea）古生代—現代。

海林檎綱（Cystoidea）古生代初期（奥陶紀志留紀尤多）。

海蕾綱（Blastoidea）限于古生代。

海座星綱（Edrioasteroidea）下寒武紀—石炭紀。

无柄亞門（Eleutherozoa）自幼年至成年均能自由移动。

海胆綱（Echinoidea）古生代—現代。

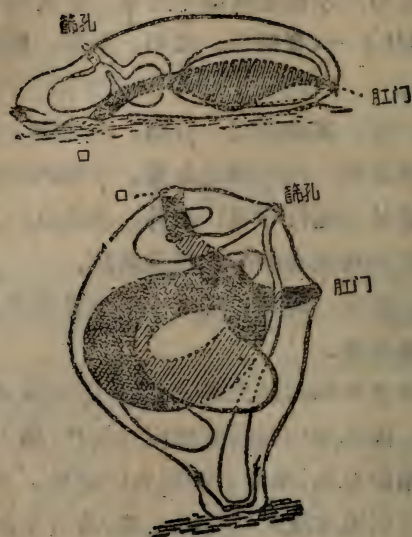


圖 10—2. 棘皮幼虫的兩个發育階段

1—幼虫固着以前；2—幼虫固着以后

蛇尾綱（Ophiuroidea）古生代—現代，化石不多。

海参綱（Holothuroidea）古生代—現代，化石不多。

海百合綱（Crinoidea）

一般性質及特征

本綱是海生有柄棘皮类的典型代表，結構最为完整，外形如百合花故名。地史上几度（石炭紀及三叠紀）繁殖，現代仍有不少，分布于南緯52°至北緯31°之間的海中。現代海百合是群居动物，根据实际打撈記錄，曾有一次約打着10000个体，可为証明。它們喜清澈海水，特別繁殖于珊瑚礁間。地層上海百合化石有时零星散見而有时局部是生物礁的主要成員，这說明过去海百合具有类似現代海百合的生态。

由于海百合骨骼構造变化多端，要找出它們的演化綫索不是輕而易举的事，因此在詳細划分地層上的价值不太高。

壳体多为球形，且具有長柄，无柄的絕少。球体称萼，由極有規則的萼板組成，其上方周圍接伸为可动的腕臂。腕簡單或分叉，分叉一次或多次不等。萼及腕合称冠。萼的下方为柄。柄長短不一，長者一般达数米，由一系列石灰質柄环連接而成。每个柄环的中央具小孔，柄环兩面呈放射溝，是肌肉附着之处。活时，皮層包裹着整个柄，柄的中軸填似部分內臟。当动物死后，軟体破坏，柄环容易四散，正如含海百合地層中常見的情况，但有时还找到比較完整的柄。柄底部或生根緊固着他物，或生鈎錨固着泥中（圖10—3）。



圖 10—3. 海百合外部形态

右—以根柄附着；左—以錨狀柄附着

柄环横切面有圓、橢圓、四方、五边、多边等形狀—古生代的一般为圓形或橢圓形，中生代及以后的多为五边形（圖10—4）。

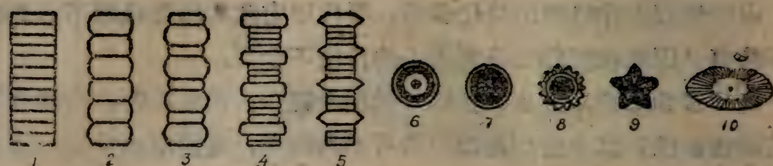


圖 10—4. 海百合柄的構造

1—5: 柄环連接形态; 6—10: 單个柄环的横面

萼 一般低級的萼由底板及輻板各5塊所組成。但底板也可减为3塊，而輻板之上可有更多的板（如腕板—腕决定輻射位置）。或在底板之下，多生一圈的內底板。无內底板的萼叫單环海百合，有下底板的叫双环海百合。底板居“間輻”（等于其他棘皮类的間步帶位置），內底板則居輻射位置（圖10—5）。

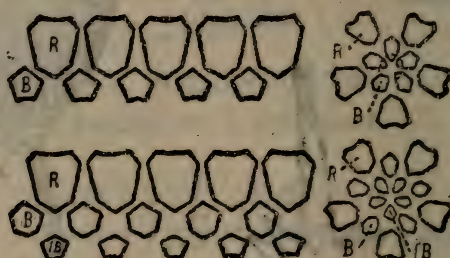


圖 10—5. 單环海百合（上）及双环海百合（下）

R—輻板; B—底板; IB—內底板

在輻射板一环，有时多插着一个肛板。此板上无腕基，可与其他輻板分別，位于肛門之下方，故有肛板的輻圈共有六板。有时在肛板位置發育为肛管，是許多小板組成的（圖10—6）。

萼的腹面（口方）或具萼盖，或沒有。萼盖張于口及食物溝之上，由許多小骨片組成。萼盖从无到有，其發育階段如（圖10—7）。无萼盖时，口方裸露；其次食物溝上出現步帶板，最后步帶板兩旁繼續生長許多小板，以致口隱伏于群板（萼盖）之下。



圖 10—6．海百合萼部的分析：

CD—中背板；IBB—內底板；BB—底板；RR—輻板；iR—間輻板；A—肛板；IBr—一級腕板；IIBr—二級腕板；IIIBr—三級腕板；IVBr、VBr、VIBr—四、五、六各級腕板；Br—間腕板



圖 10—7．海百合萼盖的發展

1—无萼盖；2—步帶板出現；3—萼盖形成，口隱伏盖內

腕 由許多骨片組成，位于輻板上，叫腕板。固定腕板是与萼緊密靠攏的板。腕的分叉情形不一，有均分的，也有非均分的，更有成

羽狀的（圖10—8）。

腕与腕間时或夾生其他的板，名曰間腕板。腕板可排为單列及双列兩种形式；从單列到双列的变化过程見（圖10—6,9）。

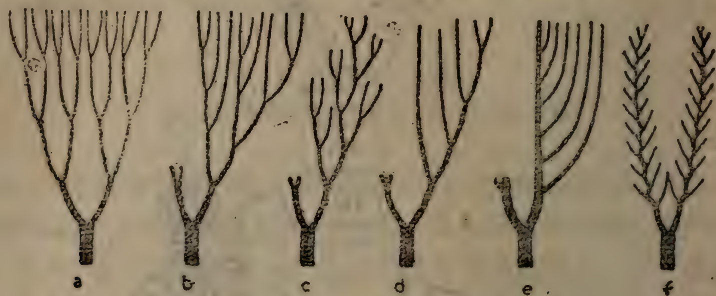


圖 10—8．海百合腕的分叉方式

分　类

海百合可根据下列各特征加以分类：（1）萼的構造——單环或双环；（2）腕的構造；（3）間輻板及間腕板的数目和排列；（4）萼后方的構造；（5）萼盖的性質；（6）柄及附着器官的特点。据此分类如次：

游离海百合亞綱（Inadunata）——这是最簡單的海百合。萼坚固，口不外露，食物溝（步帶），在萼盖表面，腕板不与輻板結成萼部，羽枝可有可无。奥陶紀至三叠紀，主要見于古生代，僅有一科延至三叠紀。

第一目 Disparata——單环：底板、輻板，一般还有肛板及輻肛板各一；輻板以上腕自由，不同方位腕板的結構各有不同。中奥陶紀至二叠紀。*Iocrinus* 奥陶紀；*Pisocrinus*（豆百合）（圖10—10）中志留紀。



圖 10—9．海百合腕板的变化（自單列到双列）

第二目 Cladoidea——双环，是古生代最重要海百合之一目。早期代表簡單，后期較复雜，某些構造特殊化。二叠紀僅存一科，至三叠紀而完全絕滅。中奥陶紀—三叠紀。*Cyathocrinites*（环百合）（圖10—11），志留紀—三叠紀；（*Agassizocrinus* 阿加




圖 10—10. *Pisocrinus* sp.
左—外形; 右—萼板展开圖



圖 10—11. *Cyathocrinites* sp.



圖 10—12. *Agassizocrinus* sp.



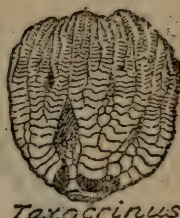




圖 10—13. *Protaxocrinus* sp.





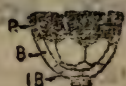


圖 10—14. *Taxocrinus* sp. *Lecanocrinus* sp.

志氏百合）（圖10—12）下石炭紀。

可曲海百合亞綱（Flexibilia）——双环海百合，下部腕板与蕚結合，但不甚堅固。內底板3，2大，1小，小板位于右后輻。蕚盖柔曲，食物溝及口均外露；无肛管。由于蕚板彼此斜交，因而蕚大体是柔軟的。腕單列，无枝；柄横切面圓形。本亞綱可能在古生代初期从 Cladoidea 發展而來，初見于中奧陶紀，絕滅于中二疊紀。

第一目 Taxocrinoidea——冠細長，蕚比較不甚堅实；肛板与毗鄰輻板不相接。*Protaxocrinus* Springer（圖10—13），中奧陶紀；*Taxocrinus* Ang.（圖10—14）泥盆紀—石炭紀。本目分布自中奧陶紀至中二疊紀。

第二目 Sagenocrinoidea 多数可曲海百合屬之。蕚板結合緊密；肛板（×）与后底板及附近輻板結合，或无肛板。志留紀—二疊紀。*Lecanocrinus* Billings（圖10—14）志留紀—下泥盆紀；*Cibolocrinus* Weller（圖 10—14），石炭紀—中二疊紀。本目分布自志留紀至中二疊紀。



圖 10—15. *Reteocrinus* sp.



圖 10—16. *Cupressocrinus crassus* Goldfuss（松球百合）

1—柄板的关節面；2—內底板；3—蕚口視（去腕）；4—五腕的橫切面；5—輻板兩面观。泥盆紀，德國爱菲尔

圓頂海百合亞綱（Camerata）萼坚固，單圈或双圈，有萼盖，口不外露，常具肛管，腕單列或双列，有羽枝。奥陶紀至石炭紀。

第一目 Diplobathra 双环圓頂海百合；萼由內底板及底板各五組成。中奥陶紀—下石炭紀 *Reteocrinus* Billings（圖10—15）。*Cupressocrinus* Goldfuss（松球百合）（圖10—16）。中泥盆紀。

第二目 Monobathra 單环圓頂海百合；下奥陶紀—中二叠紀。*Platycrinites* Miller（板百合）（圖 10—17，18），中志留紀—中二叠紀。*Hexacrinites* Austin（六角海百合），泥盆紀（圖 10—19）。*Sinocrinus* Tien（中國海百合），上石炭紀（圖 10—20）。

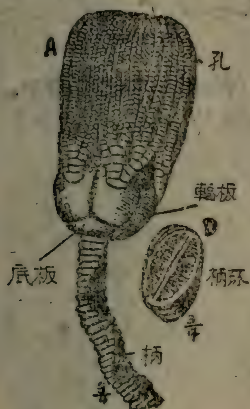


圖 10—17. *Platycrinites trigitidactylus*（Austin）下石炭紀，比利时，（仿Eastman 及 Zittel）

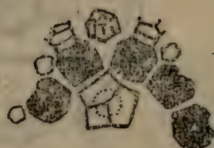


圖 10—18. *Platycrinites* 冠部展开圖

关節海百合亞綱（Articulata）典型代表，其萼变小，由輻板、底板、及內底板組成；板以关節結合，故名。由于有关節，萼也比較柔軟可曲。口及食物溝外露萼盖上；萼盖板或大或小。不少屬有柄（Pentacrinidae 及 Apiocrinidae 兩科），但大多数在成年无柄。腕單列式。

以前認为現代关節海百合为数不多，代表本綱的沒落。但据海洋調查材料（如 Challenger 打捞）它們在棘皮动物中还算是重要的成分，就象它們在古生代的地位一样，不过現代的代表生活在比較深的

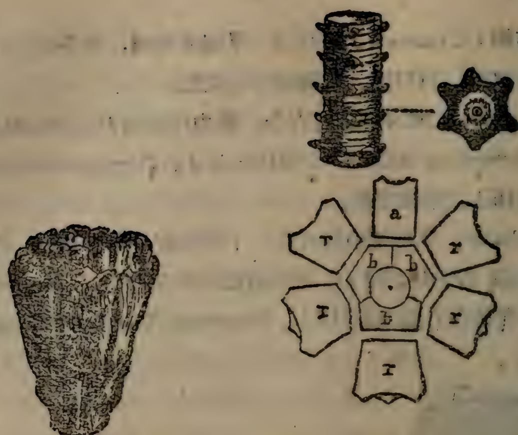
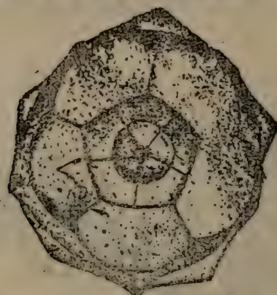


圖 10—19. *Hexacrinus elongatus* (Goldfuss) 泥盆紀，德國爱菲尔。
左—側視；右上—柄；右下—萼展开圖（b—底板；r—輻板；a—肛板）



1



2



3

圖 10—20. *Sinocrinus microgranulosus* Tien
（中國海百合）上石炭紀，河北臨城，
1—底視；2—側視；3—柄側視

海水中。

最早的有柄与无柄关節海百合出現于三叠紀，延續至今，因此本亞綱的时代分布是三叠紀至現代。例如 *Apiocrinus* Miller，侏罗紀；*Pentacrinus*（五角百合）（圖 10—21），三叠紀，侏罗紀；*Encrinus*

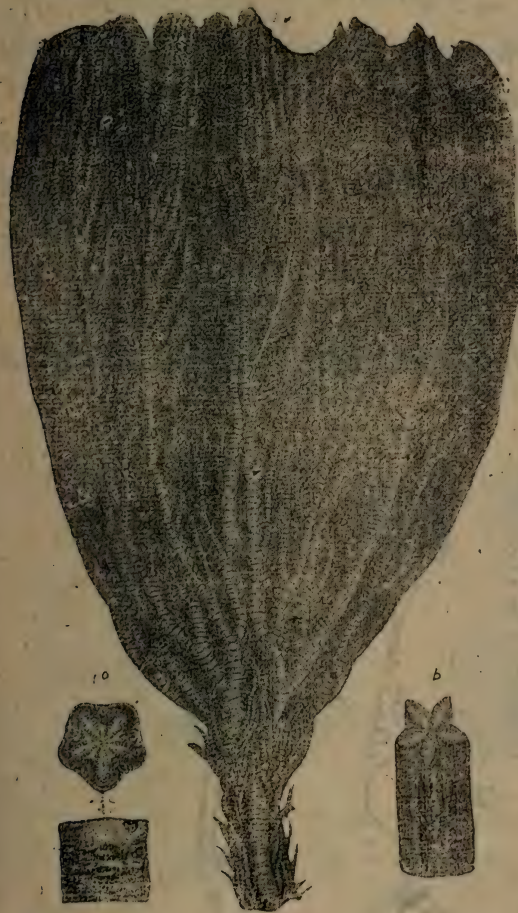


圖 10—21. *Pentacrinus fossilis* Blum（中）及另外兩种柄环（左、右）



圖 10—22. *Encrinus liliformis* Miller（石蓮）三叠紀壳灰岩，左，外形；右上一柄，右下一萼底面

Lamarck（石蓮）（圖10—22）三叠紀； *Traumatocrinus* Blumenb.（創孔海百合），三叠紀。后三者中國均有發現。

海林檎綱（Cystoidea）

特征 外形如林檎（一种水果）故名海林檎。此类生物僅見于古生代，多数在奥陶紀（如中國云南保山的海林檎）及志留紀（國外）。壳形不一（圖10—23）：卵形、袋形、球形、圓筒形或圓盤形；由許多排列不規則的多边形板（骨片）所組成。板至少十三塊，多至数百塊。口孔位于腹面的中央或近中央处，时或复以小板。从口孔輻射二条或多条簡單的或分叉的步帶溝（食物溝）。有的步帶溝盖着小板。腕不很發育，有时或全缺。有腕的种屬，其腕自步帶溝的远端伸出。腕不分叉，具單列或双列的板，其腹面有溝，上盖小板。在口的下方

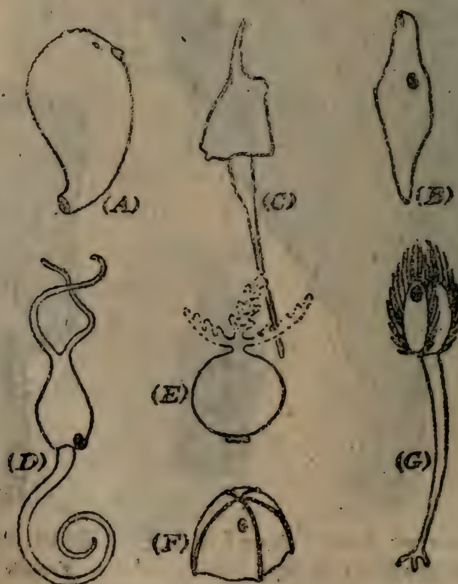


圖10—23. 海林檎綱各种外形

（离口不远）常有一个小的篩板，肛門更在篩板下方，离口愈远，常盖着花瓣形板。

海林檎的柄大部都很短，有时沒有。个别代表的柄似乎只用于固着，因为柄大部分都变窄，尖向下端。也有人以为此种柄曾經用于游泳，柄由中空（柄腔）的一排环節組成，或是由（至少也是在其上部）各縱列板組成，而鄰接各排的板交互排列。柄腔有时很寬，其中原來是內臟的延續部分。

海林檎最顯著的特点是萼板上具有小孔，約可分为下列四种：

（1）單孔　即萼板上穿着單孔，如中國海林檎上局部具有此种孔（圖10—28）；

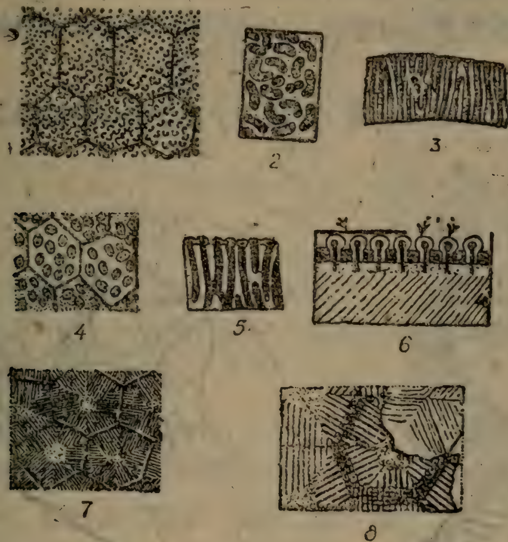


圖 10—24．海林檎板孔类型

1—具單孔及双孔的萼板；2—双孔板示双孔（平面）；3，5—萼板横切面示双孔管道；6—横切孔菱小管；7—具孔菱的萼板

（2）双孔　即萼板上穿着双孔，如 *Aristocystites* 及中國海林檎。这兩孔有时排在小馬蹄形圍圈的兩端，但在中國海林檎 *Sinocystis*

中兩孔靠近，沒有圈圈；

（3）孔菱　即小孔排成菱形，在兩萼板縫合綫的兩端出現（圖10—24.7—8），菱形对边的小孔由小直管通連起來，惟小管多数隱伏骨片內，非磨去少許表面骨質，不能見及。在某些种屬中孔菱中的水露出表面，不磨可見。

（4）櫛孔菱　似孔菱，但水管部分露出板面，形如櫛，故名。

分类　普通根据萼板上的小孔，对称程度等，分为二目如下：

第一目　孔菱海林檎目（Rhombifera）

食物溝（步帶溝）为輻射对称，有时萼板也呈現对称；食物溝連續到羽枝上；萼板多少起褶皺，且有孔菱。奥陶紀—泥盆紀（滇西下奥陶紀末有多少代表）。

Chirocrinus（腕海林檎）（圖10—25）腕的構造是其他各屬的基

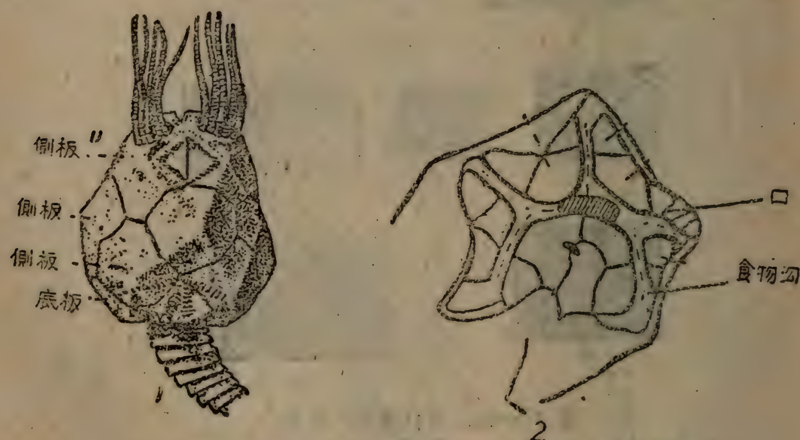


圖 10—25. *Chirocrinus* sp.（腕海林檎）
1—萼及柄側視；2—口方

本型。萼由五环横列板組成：底板4塊形成一环，側板三环，每环各5板，另有三稜板一环。奥陶紀。

Echinosphaerites（刺球海林檎）Wahlenb.（圖 10—26）球形或梨形，萼壁由許多不規則的多角形和排列不整齐的板組成；沒有

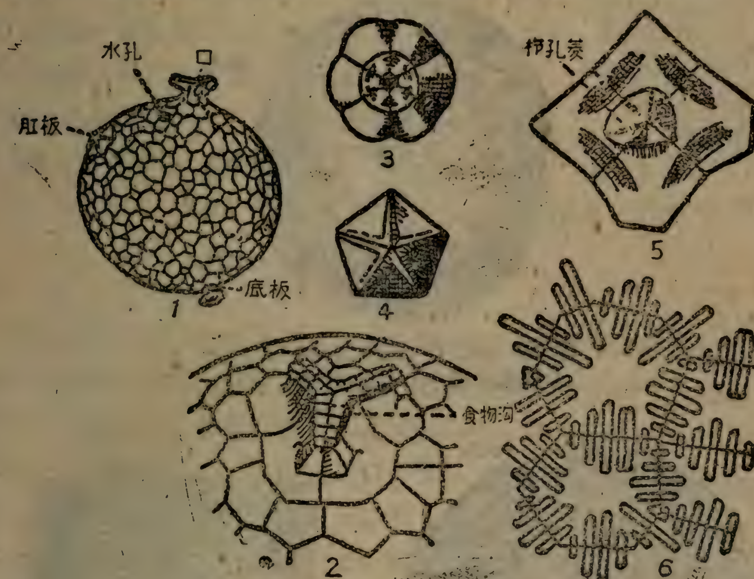


圖 10—26. *Echinosphaerites aurantium* 奥陶紀
1—側視；2—口方放大；3—底板乙环放大；4—五角肛瓣；5—櫛孔菱；6—孔菱放大

柄，或僅有多列环節的短空柄。步帶集中口圍，每帶具有一个羽枝。口圍部有羽枝，大部分在萼壁面的管狀突起上。羽枝 2—4 个，有时也有 5—8 个。肛門位于萼的上部三分之一处。肛門上边稍微向左有水孔。孔菱發育。奥陶紀。

第二目　双孔海林檎目（Diploporita）

食物溝自口外伸，其附近萼板呈輻射对称，經过一部萼板，連接羽枝。萼板表面可有褶皺具有双孔。奥陶紀。

Glyptosphaerites（雕海林檎）（圖10—27）蘋果形，由不規則多角形薄板組成；具多列环節的短柄。五条步帶分布于萼面上半部，

溝旁有边板附着痕跡。步帶具少数分枝，但羽枝小。口孔五角形，具大盖板。篩板三角形，其下方有生殖孔，再下是一个肛門。奧陶紀。

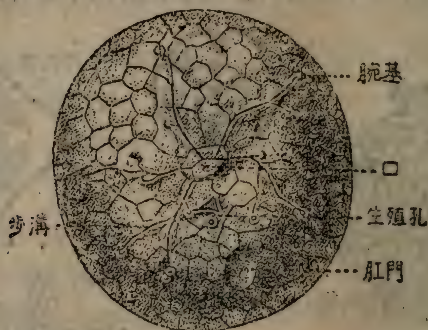


圖 10—27. *Glyptosphaerites* sp.
（雕海林檎）口視（奧陶紀）

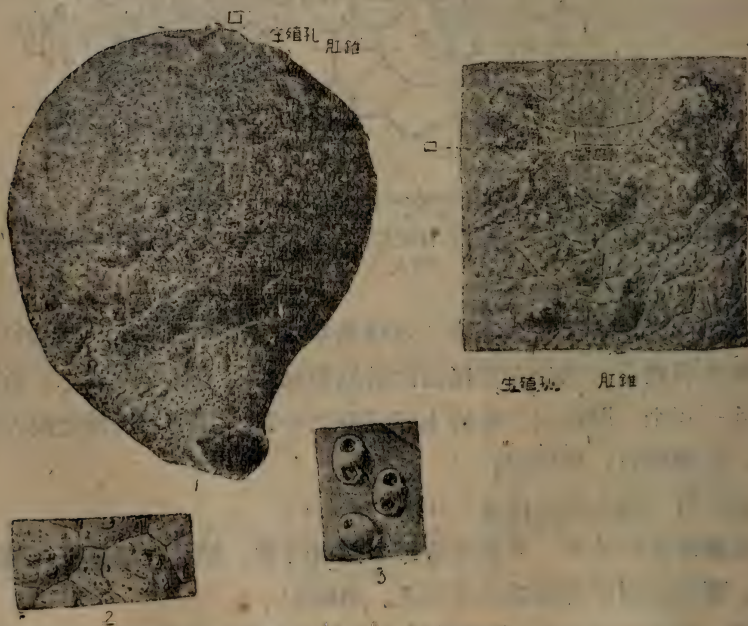


圖 10—28. *Sinocystis loczyi* Reed
1—側視；2—篆板部分放大；3—双孔放大；4—口視

Sinocystis Sun（中國海林檎）（圖10—28）口裂隙狀。產于滇西奥陶紀。

Aristocysities Barrande（圖10—29）囊狀，无柄，以萼的反口方附着海底。腹面中央有長裂隙的口，口旁是一个小橢圓形水孔，离口更远是生殖孔，而肛門位于腹面边緣，且复以花瓣狀小肛板。奥陶紀。

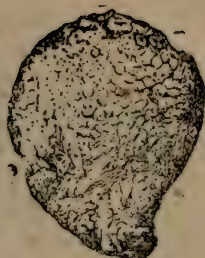


圖 10—29. *Aristocysities* sp. 側視

海 蕾 綱（Blastoidea）

海蕾是古生代的有柄棘皮动物，柄短，少数甚至无柄而以萼部直接附着(圖10—30)。口居腹部中央，自此放射五个步帶（食物溝），分布于劍板面上，旁有側板。在生活的时候，步帶兩側附有小板組成的羽枝，食物溝沿此枝尖端而达口，溝上复以小板。萼多由13塊板組成，排成三环，自下而上，第一环有 3 个底板——兩个大的和一个小的；大的是由原生 5 个板的 4 个合併而成。第二环是 5 个輻板（或称步帶板），第三环是 5 个三稜板，間輻地排列（圖10—31）。

口圍附近有 5 个小圓孔或橢圓孔，称呼吸孔，为水管的出口；但其中之一較大，同时也当肛門用。呼吸孔有的是分隔的，不同屬种可有不同数目的呼吸孔。

水管是一种运水系統，或即司呼吸之用。它們平行于步帶板，外露如 *Codaster*（圖10—32）或隱伏于頂板下如 *Pentremites*（五角海蕾）（圖10—31,33,34）。

Codaster M'Coy（鐘海蕾）（圖 10—32） 萼圓錐狀；頂面（腹面）广闊，截切狀或略凸；橫切面五角形。底板形成一圓錐或三角形深杯。5 个輻板大，組成圓柱形环圈，板頂面分叉并展平，形成萼的截切狀頂部。5 个三菱板圍繞五角形口部，与輻板上边緣毗連。三稜板之間每一輻板的縱溝下，有一長板，其形如劍，称为劍板；劍



圖 10—30. 海蕾綱固着生活形态

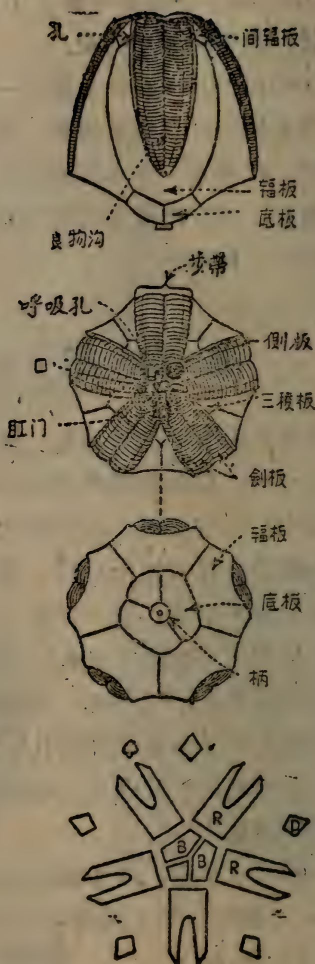


圖 10—31. 海蕾萼部結構（*Pentremites*）側視，口視，底視，及萼部分离式

板边緣部分盖着輻板和三稜板。

呼吸孔不發育，水管褶皺有 8 組，其頂面外露，橫截三稜板和輻板縫合綫上的是一排明顯的水管褶皺。这些顯然是与海林檎孔菱同一



圖 10—32. *Codaster* sp.（鐘海蕾）
左一外形（側視，底視）；中一口視；右一水管系統

來源，且有共同功用。志留紀—下石炭紀。

Pentremites（五角海蕾）是本綱的典型代表。水管褶皺發育、集中于側板和部分劍板之下。下劍板位于劍板下方，其下即步帶兩側水管褶皺連接之处。側枝与輻板間有小孔，水从这些小孔進入水管，而由呼吸孔吐出体外。水管为側板所复盖，不能直接与外界交通，因此發生呼吸孔。这是五角海蕾不同于鐘海蕾的地方，也就是海蕾綱中發展方向之一。

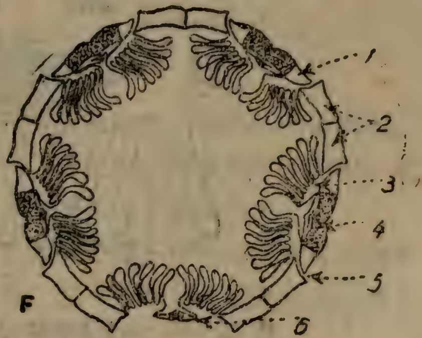


圖 10—33. 五角海蕾萼部横切示水管分布

以上兩屬都各由13塊板組成这数目可認为典型海蕾的特点。奥陶紀的 *Blastoidocrinus* Billings具有几百塊板：反口部由80塊板組成，第一环底板数目不詳，第二环輻板 5 塊，第三环腕板 5 塊及間腕板 13 塊，第四环 50—60 板。在口部，最突出的是 5 塊三角形稜板。步帶 5，无劍板，僅有副步帶板位于食物溝之下，溝上具盖板及羽枝。

海蕾綱見于奥陶紀至二叠紀。从上面*Codaster* 的描述，可見它們和海林檎很接近，是从海林檎派生的。

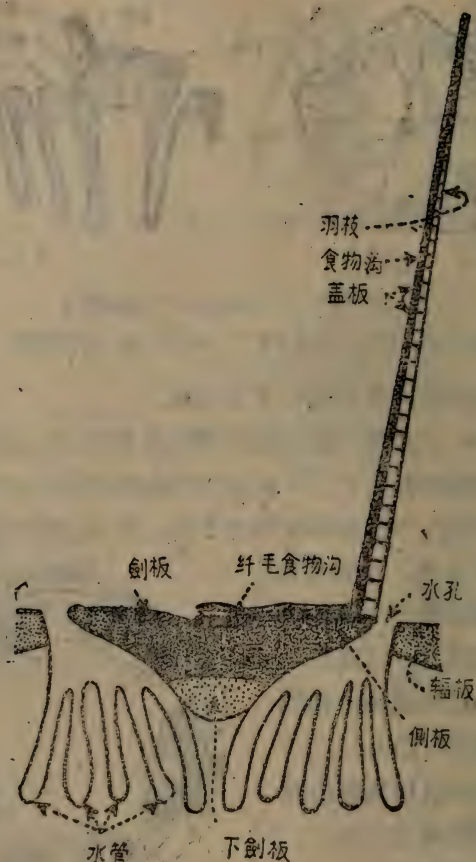


圖 10—34. 海蕾萼板横切示水管的位置及其他萼板排列

海座星綱（Edrioasteroidea）

本綱只包括古生代代表，壳固着，从口輻射五个直的或弯曲的食物溝。萼板不規則，数目无定，一般不作对称排列，多少呈叠瓦狀，因此壳是相当柔曲的。壳上无腕，5 个步帶或直或弯，弯的如 *Edrioaster*（海座星）（圖10—35）直的如 *Stromatocystites*（圖10—36）。步帶一般5 个，但少数有变化，可多可少。

本綱代表虽然發見于下寒武紀，可是步帶結構不是很簡單的，因此不能把它們当为最簡單的棘皮动物。从䔲板排列不規則和附着性質方面看，它們最接近于海林檎，但从組織相当高級的步帶看，它們又类似海星。总之，它們生活方式类似有柄类，代表有柄亞門一个特殊的分支。



圖 10—35. *Edrioaster bigsbyi* 中奥陶紀

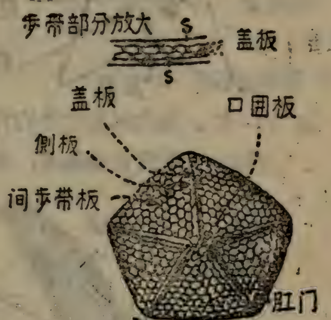


圖 10—36. *Stromatocystites pompecki*
上一步帶部分放大；下一口視

无柄亞門　包括自由移动的底棲棘皮动物。一般根据壳体構造、食物溝性質及壳体形态，分为海星綱、蛇尾綱、海参綱及海胆綱，前二綱壳体具柔軟皮層，海胆皮層薄，包裹着一个坚硬的壳。

本亞門代表自寒武紀开始，化石共数千种。現代无柄棘皮类活动于海底，口部朝下、肛門朝上或偏后，这一点正和有柄棘皮类的習性相反（圖10-1）。

海星綱（Asteroidea）

海星幼虫呈兩側对称，成長体无論外表或內部器官的分布上都明顯地表現輻射对称（圖10—38，39）。骨骼为石灰質骨片組成，主要分布在身体下表面。水管系統發达，司运动功用（圖10—39）。

普通海星由体盤及輻射腕構成，腹面（口面）与背面（反口面）極易区別。

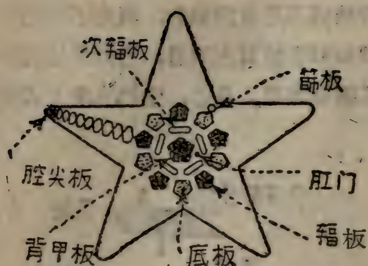


圖 10—37. 現代海星幼体的背板

口面中央有口，从口引至各腕腕溝（食物溝）中有水管系統，其末梢称管足，管足末端具有吸盤，用以吸着海底而移动身体。反口面上有篩板，是水管系統的开始部分，还有肛門及生殖孔。

身体皮膚上有許多短而鈍的棘突：**棘鉗**和**皮鰓**，棘鉗为清除体面雜物之用。皮鰓与体腔相通，营呼吸作用。

骨骼由石灰質骨板構成，在整个口面及腕之兩側排列成若干行。腕中綫有兩

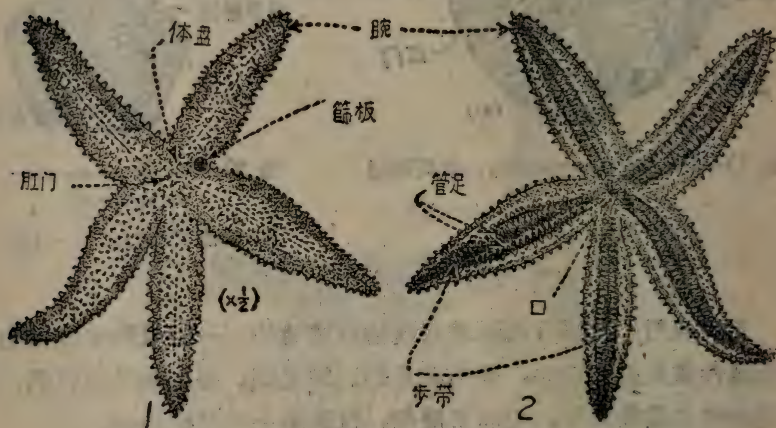


圖 10—38. 海星背面（1）及腹面（2）



圖 10—39. 海星水管系統（步帶）（左）及水管系各部关系（右）

行步帶板，向內凹入成食物溝，步帶板間伸出管足。步帶板兩側为緣板。

骨骼背面中央有中背板，圍繞中背板是輻板、次輻板及底板各5（圖10—37）。根据腕上板的大小，海星綱一般分为顯緣板亞目（Phanerozonia）和隱緣板亞目（Cryptozonia），多数化石屬于前者，但在現代海星中兩类均有代表。

海星最早出現于中奥陶紀，如*Hudsonaster schuchert*（哈得遜海星）（圖10—40，41）。此屬的背板排列类似現代海星幼体上所見的（圖10—37），它的腕由9排腕板構成，即上緣板、下緣板、副步帶板、步帶板各2排及次輻板1排。但海星化石發見还不够多。



圖 10—40. *Hudsonaster incomptus*（Meek）背視，上奥陶紀，美國

蛇尾綱（Ophiuroidea）

蛇尾綱的身体由体盤及細小能动的腕構成（圖10—42）；沒有肛門，管足退化，无吸盤，僅营呼吸作用。

体盤扁平，腕五条，或重叠分叉、形态复雜。口面有口和一个孔的小篩板，全身被以骨板，尤其在体盤的背面。

腕內骨骼發达，由一列石灰質骨節（脊骨）和四周骨片組成。这



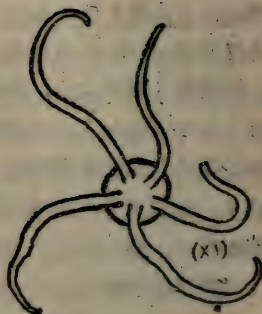
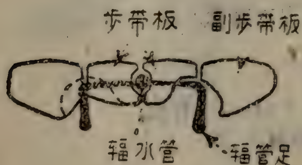


圖 10—41. *Hudsonaster incomptus* 上奥陶紀，美國

圖 10—42. 蛇尾綱外形





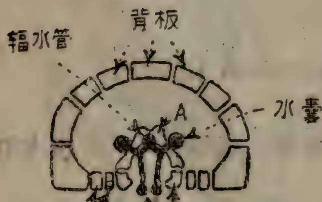


圖 10—43. 蛇尾綱

上—蛇尾綱；中—管腕海星綱；下—海星綱



圖 10—44. 蛇尾化石 *Stephanoura belgica* 上泥盆紀，比利时

些骨几乎占据腕腔的全部（圖10—43），相当于海星的步帶板；它們以肌肉構成活动的关節，因而腕能动，作为运动器官。最早的蛇尾綱化石發見于德國下泥盆紀（*Ophiurina*），而上泥盆紀（*Stephanoura*

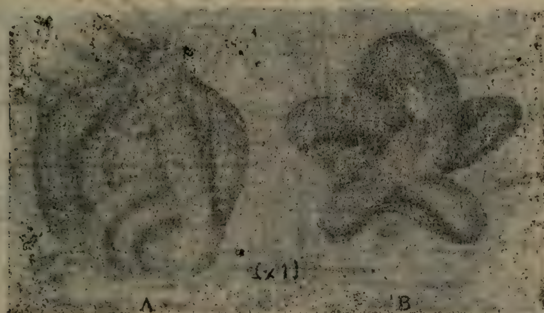


圖 10—45. 蛇尾化石*Onychaster flexilis*下石炭紀，美國

比利时；圖10—44）及 *Onychaster*（圖10—45）均曾發見，但古生代一般不發育，完整化石更少。德國侏罗紀的 *Geocoma* 是保存完美的代表。

海 胆 綱（Echinoidea）

一般構造 海胆是自由活动的棘皮动物，全身裹以胆壳，胆壳由石灰質骨片緊密結合而成。体外常复有能活动的刺，刺大小不一。大多数海胆呈輻射对称，但少数呈兩側对称。

海胆个体具有其他棘皮动物的各种器官——消化、水管(步帶)、神經及循环系統。口位于口面正中或偏前方，通入喉道、胃、腸。肛門位于壳頂（背面）正中或偏后方。

口旁有鑲着小板的皮層，称口圍，肛門周圍具有类似口圍的皮層称肛圍。肛圍附近的篩板引水進入水管系統、通至管足。管足具吸盤，司运动，如海星那样；但管足同时兼营呼吸（圖10—46）。

胆壳可分四部：冠部、口圍、頂系和肛圍。冠部是胆壳剝皮后的

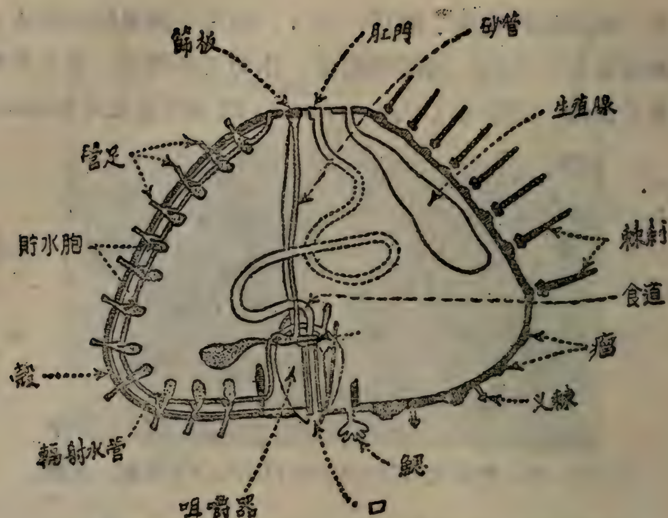


圖 10—46. 現代海胆*Echinus*口、肛向切面，示基本構造

壳体主部，由輻射帶（或称步帶）及間輻帶（間步帶）各5条組成，共有腹背向壳板10条。步帶板可有2至20排，間步帶則有1至14排。

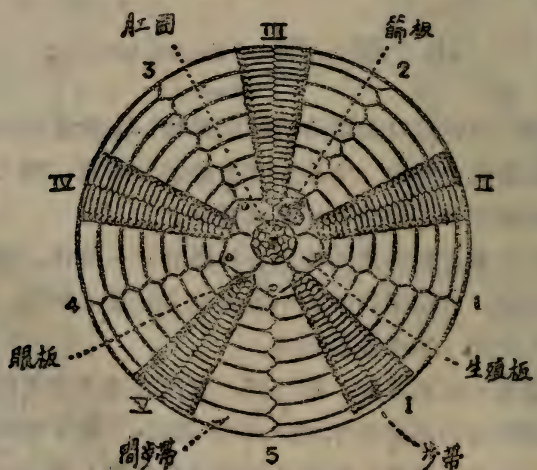


圖 10—47. 規則（正形）海胆胆壳背視示板的排列

步帶板上有小孔，位于內部放射水管之上；間步帶板无孔，位于內部生殖腺及肝臟之上（圖10—46、47）。

中生代（*Tetracidaris* 除外），新生代和現代的海胆，其步帶与間步帶各具骨板2排，但有些板屬复板（圖10—50）。反之，古生代代表的骨板排数，多少不一，間步帶可自1排（*Bothriocidaris*）（圖10—48）至14排（*Hyattechinus*）而步帶板可自2排至16排（如 *Lepidesthes*）（圖10—48）。

如口与肛門对立于腹背兩方，这样的壳称为規則（正形）海胆；口、肛不对立就称为不規則（歪形）海胆（圖10—49）。胆形变化見（圖10—51）。

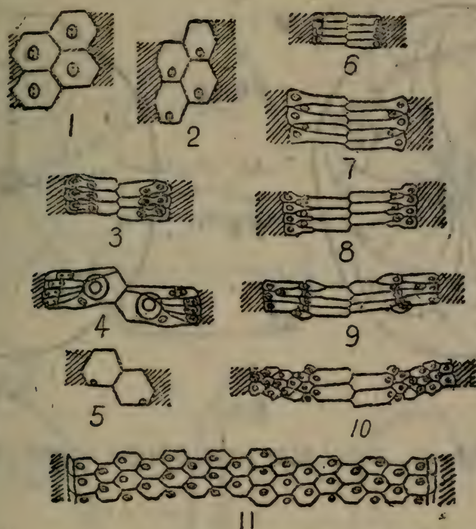


圖 10—48. 海胆步帶結構

1—*Bothriocidaris*; 2—*Goniocidaris*; 3—*Eucidaris*; 4—*Strongylocentrotus*; 5—*Micraster*; 6—*Palaeechinus*; 7—*Maccoya*; 8—*Lovenechinus*; 9—*Oligoporus*; 10—*Melonechinus*; 11—*Lepidesthes*

壳板上常具瘤粒，这是体刺及小叉棘附着之处。刺大小不一，小至肉眼尚不能辨識，大至直徑达25毫米，有些刺用來走动，有的用以

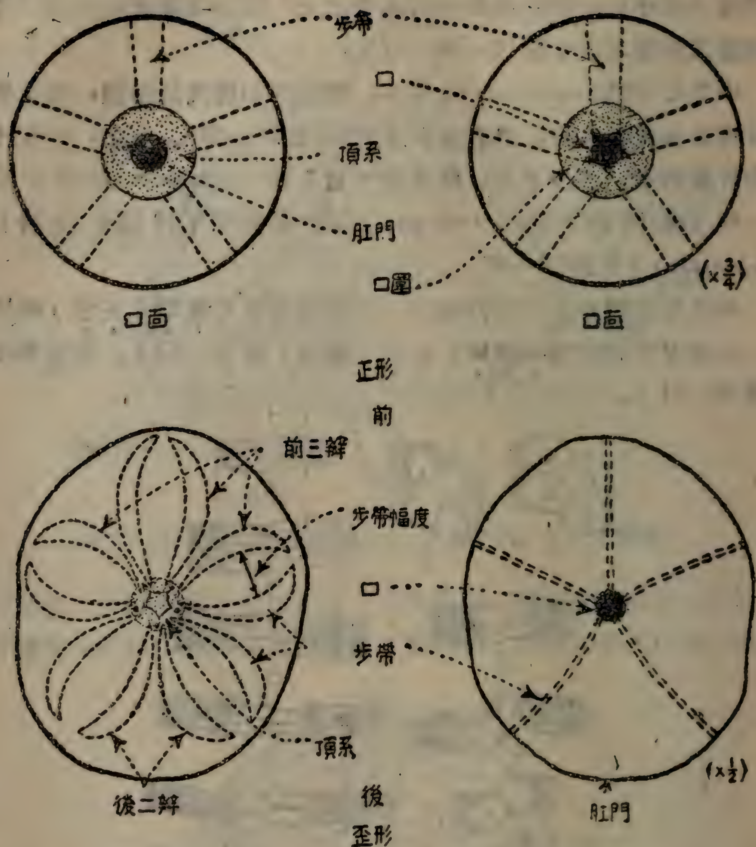


圖 10—49. 正形（規則）海胆与歪形（不規則）海胆

自衞（圖10—52，55）。

正形海胆的步帶自口延伸至肛門，是联續的帶狀；但多数歪形海胆的步帶僅限于背面，自肛圍放射为花瓣狀。

間步帶板往往是單板，步帶板則有單板与复板之别。所謂复板即每骨片是由多数小板組成的，呈多边形，在小板連接处常可見縫合綫。每个小板至少有一对管足孔，因此从管足孔的数目可以决定步帶

板究竟是單板或复板（圖10—50）。

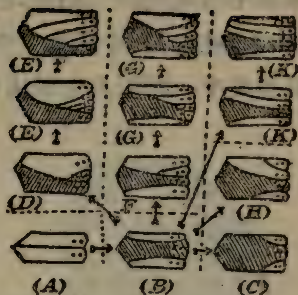


圖 10—50. 海胆單板演变为复板的过程

頂系位肛圍附近，由眼板及生殖板各5塊組成（圖10—47）。每个眼板是步帶的終点，能感光；板上有一小孔（某些古代代表具2—3小孔）。每个間步帶的末端是生殖板，板上有小孔。小孔是排出生殖質的孔道。正形海胆右前方的生殖板同时也是篩板，其上滿布小孔。

以上10个板如果都靠着肛圍—古生代海胆大抵如此—則眼板的这种排列称为插入式。如果眼板都离开肛

圖10—51. 海胆的几种胆形

1,4,6,8—背視；2,3,5,7,9—侧視

圍而不彼此接触，則称为外移式，許多中生代海胆屬之。外移式中有时2—3个生殖板(少数为5个)合併为一。应注意在肛圍移开背面中心的海胆类中，眼板与生殖板仍然結合一起，形成頂系（圖10—47）。



圖 10—52. 海胆体棘構造

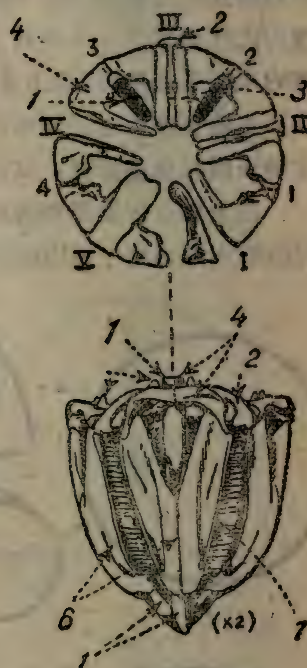


圖 10—53. 海胆咀嚼器構造
下一側視；上一頂視

肛圍位于頂系之內（正形海胆）或在頂系之外（歪形海胆），在后一种情况肛門有时甚至移于口面后方。肛門的位置顯而易見，是分类根据之一（圖10—52）。

口圍圓形至多边形，在正形海胆位于口面中央，但歪形海胆的口圍移至前方。口圍中可見咀嚼器出露(亞里士多德提灯)（圖10—53）化石保存較少。

生　态　現代海胆全屬海生，分布广泛，自淺水至深海都有，常成群結隊活动，吞食海底泥沙。推想古代海胆可能具有相似的生态。



圖 10—54. *Bothriocidaris Pahleni* Schmidt 奥陶紀爱沙尼亞
A—側視；B—頂視；C—口圍放

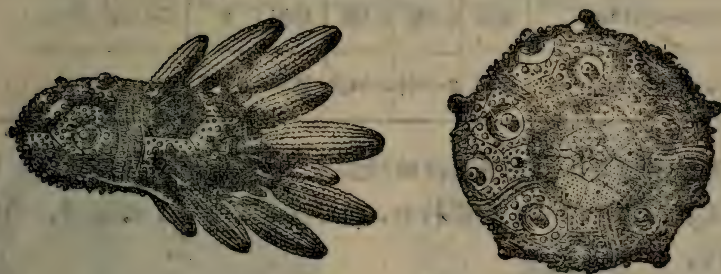


圖 10—55. *Cidaris coronata* Goldfuss上侏罗紀
右—背視；左—体棘，部分保留

分　　类　最簡單的分类根据口、肛对立情况，分为規則海胆与不規則海胆兩目；較詳細的分类共得8目，其特征及出現时代見下表。

Bothriocidaris Eichwald（圖10—48，54）　胆壳球形，不大。間步帶只一排板，步帶則有兩排板。頂系完整，眼板与生殖板均无孔。步帶上有棘，有时間步帶上也有棘，但很小。奥陶紀。

Cidaris Leske（头帕海胆）（圖10—55）　壳近球形，步帶和間步

目	胆壳	步帶板	間步帶板	板的性質	时代	举例
1. Lepidocentroida	正形或歪形	2-多排	2-多排	單板	O—P	*Ectinechinus lamonti* (O_2)
2. Bothriocidaroida	正形	2 排	1 排	單板	O	*Bothriocidaris globulus* (O_2)
3. Cidaroidea (头帕海胆)	正形	2 排	2-4排	單板	C_1—R	*Cidaris* (T_3—R)*
4. Centrechinoida (中海胆)	正形	2 排	2 排	复板	J—K	*Strongylocentrotus* (Ter—R) (圖10-48.4)
5. Exocycloida (歪海胆)	歪形	2 排	2 排	單板或复板	J—R	*Holectypus* (J—K) *Micraster* (K—Tr)
6. Plesiocidaroida	正形	2 排	3 排	單板	T	*Tiarechinus* (T)
7. Echinocystoida	歪形	2-4排	8-9排	單板	S	*Echinocystites* (S)
8. Perischoechinoida	正形	2-20排	3-14排	單板	S—P	*Melonechinus* (C_1)*

帶上都各有板 2 排。步帶呈波紋狀或直。間步帶飾以大瘤 2 排，瘤上接着大棘；棘形不一，有圓柱形、杆子形、紡錘形、稜形等。三叠紀—現代。

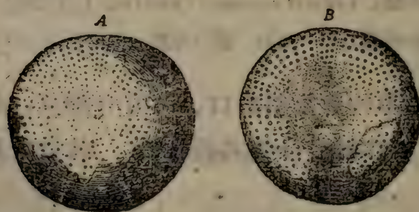


圖 10—56. *Holectypus orificatus* Schlotheim 上侏罗紀，德國

Holectypus Desor (圖10—56) 步帶狭直，近底側分界处最寬；某些板为复板。間步帶由大板組成，其上有多排的瘤粒；肛圍大，梨

形，位于唇及胆壳后边緣之間。頂系小，位于中央。侏罗紀—白堊紀。

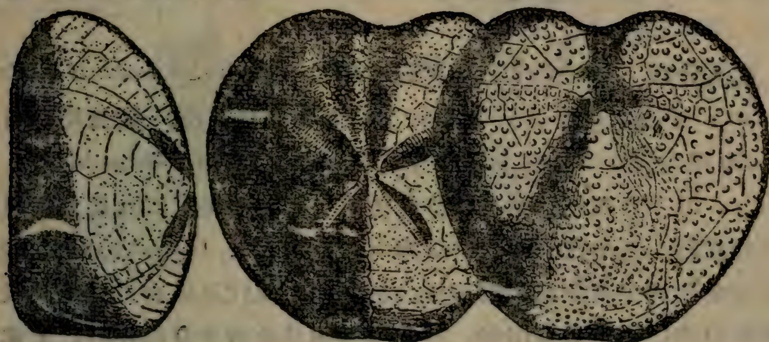


圖 10—57. *Micraster cortestudinarius* Goldf 白堊紀，巴黎

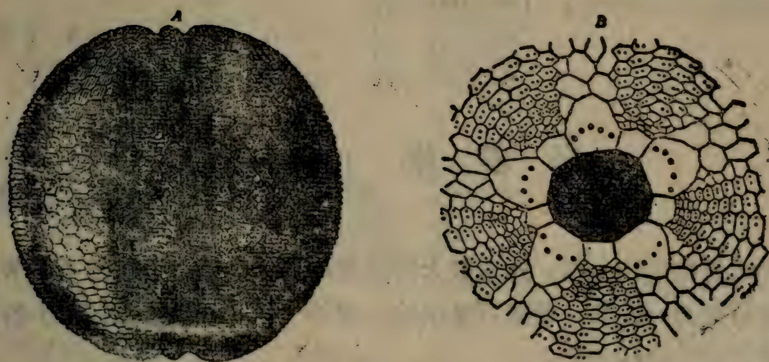


圖 10—58. *Melonechinus multiporus* (Norwood etowen) 下石炭紀，北美

Micraster Ag（小蛸枕）（圖10—43，57） 胆壳心臟形，頗扁平。步帶均位于淺溝中，前步帶非花瓣狀，后步帶花瓣狀；胆下小帶明顯。口圍为双唇式，下唇突出。肛孔位于后面。中、上白堊紀丰產，第三紀較少。

Melonechinus Meek et Worthen（瓜海胆）（圖10—48，58）胆壳很大，球形，呈背、腹向褶皺。步帶寬，中央凸起而側凹下，有6—16排板；中間各板最寬。間步帶有4—11排板。節瘤多而小；棘也很小。下石炭紀。

地質分布 海胆类化石从奥陶紀开始，如 *Bothriocidaris* 和*Eciinechinus* 分屬于兩个目。志留紀另有兩个新目出現。泥盆紀和石炭紀时，海胆类的步帶及間步帶均各具有多排的板，如*Melonechinus*（瓜海胆），但下石炭紀开始有20排骨板的头帕海胆类。二叠紀共發見三个目的化石。中生代出現歪形海胆而以侏罗紀的 *Holectypus* 开始。但正形海胆类仍有三目繼續發展。新生代至現代虽僅有二目的代表，然屬种尚多；个体大量出現。在我國海胆是比較少見的化石，尤其在古生代中迄今僅在湖南、广西發見比較完整的下石炭紀瓜海胆；石炭紀与下二叠紀則局部富含零散胆壳、骨片及体棘。西藏地区富產白堊紀海胆如*Micraster*、*Hemiaster*等。

海 参 綱（Holothuroidea）

这是特殊的一綱，外形似大的蠕虫，身体柔軟，輻射性不顯著。身体前端为口，口一般圍以触手冠（圖10—59）。骨骼包括微小的石灰質骨針（圖10—60）。

現代海参共有800多种，它們繁殖于热帶海底，温帶及寒帶少；营移动底棲生活；分布自低潮綫至海深10360米处；吞食海底泥沙，排出物繩索狀（圖10—61）。排洩物及骨針均可保存，成为化石，但化石不多，在地層上沒有多大价值。

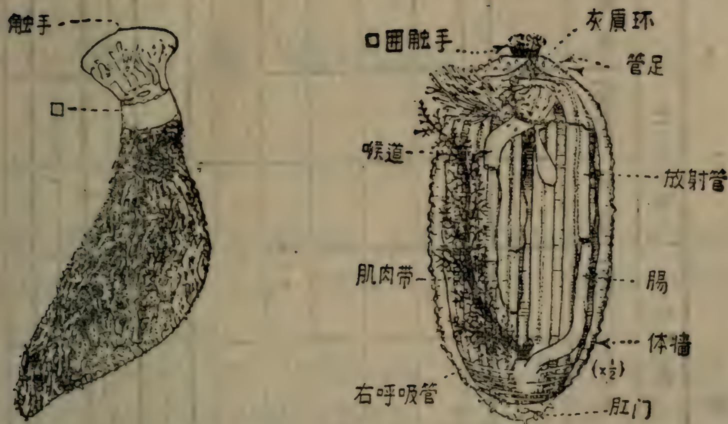


圖 10—59. 現代海参外形（左）及其解剖（右）

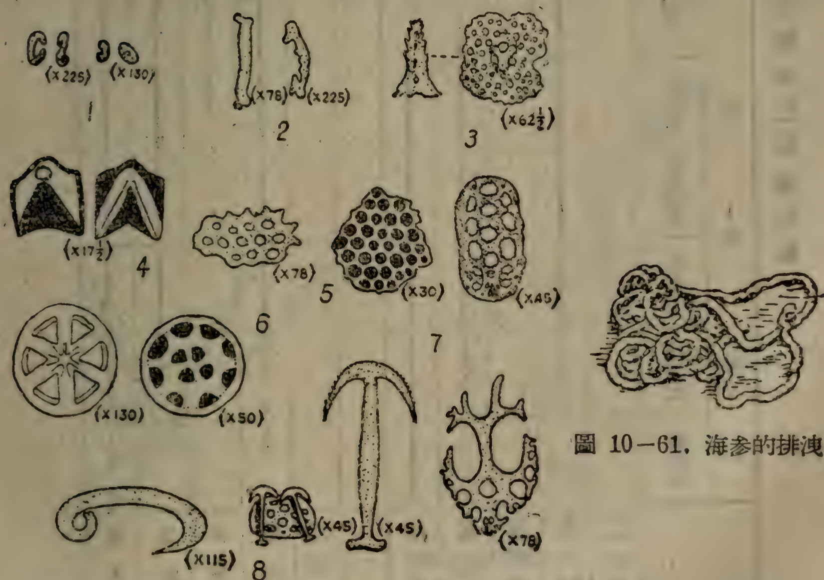


圖 10—61. 海参的排洩物

圖 10—60. 海参軟体各部所分泌的各种骨体

棘皮动物門各綱的时代分布

	古生代						中生代			新生代		
	寒武紀	奥陶紀	志留紀	泥盆紀	石炭紀	二叠紀	三叠紀	侏罗紀	白堊紀	第三紀	第四紀	現代
有柄亚門												
海百合綱		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
海林檎綱												
海蕾綱		—	—	—	—	—						
海座星綱	—	—	—	—	—							
无柄亚門												
海星綱	-	- —	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
蛇尾綱					—	—	—	—	—	—	—	—
海胆綱		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
海参綱	- - -	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

第十一章　筆石动物（Graptozoa）

一 般 特 征

筆石是已經滅絕的古生代动物，已經描述的化石在一千种以上，自中寒武紀开始出現，奥陶、志留兩紀达到極盛，志留紀后期开始衰退，至石炭紀即告絕滅。

筆石动物分泌几丁質（$C_{15}H_{26}O_{10}N_2$）形成外骨骼；由每个筆石个体所分泌的管狀或盃狀胞管構成筆石枝，再由一个或多个筆石枝構成筆石体（圖11—1）或称复体。每个筆石体最初都由一个圓錐形的胎管生出，胎管应为第一个个体所分泌的外壳，筆石体則为許多个体集合起來营群体生活的單位。有时多數筆石体聚生在一个底胞上，形成一

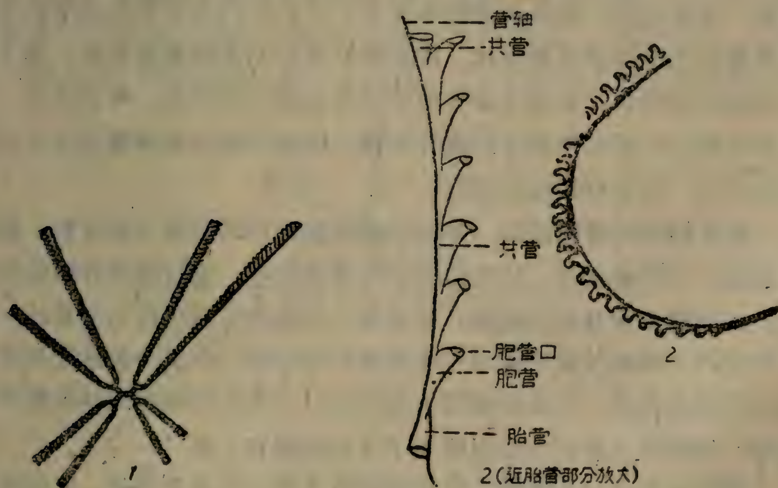


圖 11—1. 筆石体的構造

1—多枝筆石体，*Dichograptus*（均分筆石），筆石体由8筆石枝構成；2—單枝筆石体：*Monograptus*（單筆石），僅一个單枝構成一个筆石体

个綜合体，称为筆石簇（圖 11—2）。

筆石最多保存于黑色頁岩，其他顏色的頁岩中也比較丰富，矽質岩石及灰岩中較少。在保存成为化石的过程中常因几丁質外骨骼中H、O、N等不穩定的元素揮發逸去，主要留下炭質，在岩石上形成压扁的黑色印模，好象是描繪在層面上的象形文字，因此叫做筆石。

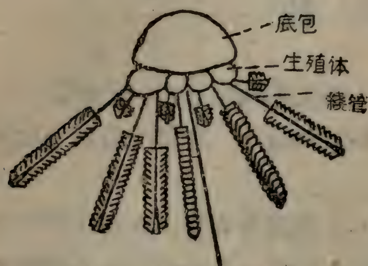


圖11—2. 筆石簇 *Glyptograptus pristis*

根据化石的產狀，与其他生物化石的共存关系以及骨骼構造，可以推知筆石为海產群体生物，少数固定于海底，营底棲定居生活，大多数为海面漂流生物。

由于其漂流的生活特点，筆石的空間分布極广，加之其生存时間較短，演化迅速，因此多为标准化石。下古生代含筆石的地層在全世界范圍內几乎可以逐層对比。保存筆石化石極多的黑色頁岩，其中別的生物化石稀少，常僅与某些薄壳腕足动物共同保存，可以代表一种水流不暢、生活条件惡劣的海洋沉積，因此当筆石遺体保存于黑色頁岩时又是一种很好的指相化石。

筆石动物的骨骼構造 筆石体基部圓錐形的胎管为其生長、發育的基礎，可分兩部分，近尖端部分叫做基胎管，近口端部分叫做亞胎管，基胎管上常具網狀綫紋，亞胎管上則具与口沿平行的生長綫。在亞胎管的一側由管壁中伸出一条勁直的胎管刺，在另一側常因胎管口緣延伸形成口刺，自基胎管的尖端延伸出一条長而細弱的絲狀管称为綫管，綫管常为筆石体用以附着于它物的器官（圖 11—3）。

筆石体的第一个胞管，自胎管側面上的小孔出芽發生，有的生自基胎管，有的生自亞胎管，繼第一个胞管之后，以各种不同的出芽方式增加胞管構成筆石枝以至筆石体。例如 *Didymograptus*（对筆

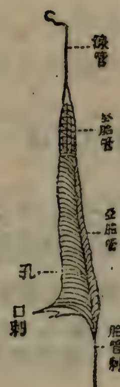


圖 11—3. 筆石胎管的構造

石），自亞胎管一側的小孔出芽生成第一个筆石枝的第一胞管（I_1），此胞管自其一側出芽生出横管通过胎管的反面达到另一側發育成第二个筆石枝的第一胞管（II_1），此后再由胞管I_1生出I_2，由胞管I_2生出I_3，同样地由胞管II_1生出II_2，由胞管II_2生出II_3，如此不已則發育成I、II兩个筆石枝，由胎管及这兩个筆石枝構成筆石体（圖 11—4）。筆石枝上所有的胞管都是一端向外开口，称为胞管口，另一端通入縱向的共管（圖11—5）。*Didymograptus* 这一类的筆石常常發展到四个、八个以至多到六十四个以上的筆石枝。这些多枝的筆石，最初均以上述方式先生兩个筆石枝，每枝生長若干胞管后，由一个胞管同时出一对芽，發育成兩个新的胞管，每个新胞管發育成一个新枝，因使原來的一个筆石枝均分为二（圖11—6），如此均分几次，就可生成八枝、十六枝………以至更多枝的筆石体。

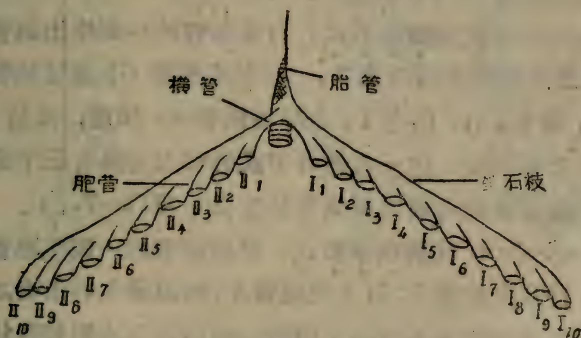


圖 11—4. *Didymograptus*（对筆石）体的發育

筆石体發育的方式各各不同，目前所知者有五种，前面所举 *Didymograptus* 的發育方式为均分筆石式，其特点为先生兩个筆石枝，

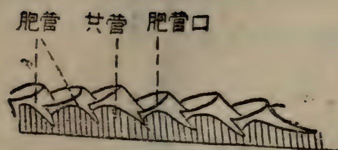


圖 11—5. 筆石胞管与共管的关系筆石枝的一部分，画黑綫表示部分胞管壁被剝蝕

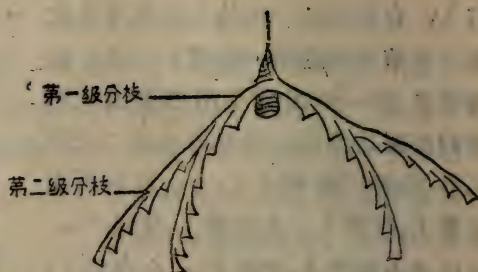


圖 11—6. 筆石体分枝的發育

只具一个横管（圖 11—7），此外尙有同筆石式，纖筆石式、劍筆石式及單筆石式等四种發育方式。

Isograptus（同筆石）代表同筆石式，自亞胎管的一側生出胞管 1，胞管 1 出芽生横管 Ca，通至胎管的另一側生出 2，再由 1，2 分别發生胞管 I^1 及 II^1，胞管 2 与 I^1 之間由横管 Cb 相連，此后胞管 I_1 及 II_1 各發展成一筆石枝。这种类型的特点为具有兩个横管，兩个筆石枝均由胞管 2 生出（圖 11—7.₂）。前述兩种發育方式，最初生成的几个胞管均为下垂生長。

*Leptograptas*代表纖筆石式，自亞胎管的一側生出胞管 1，自 1 以横管 Ca 通过胎管反面生出 2， 2 又以横管 Cb 通过胎管反面生出 I_1，自 I_1 發生 II_1，I_1与 II_2 之間由横管 Cc 相連；此后 I_1 与 II_1 各發育为一个筆石枝。这一类發育方式的特点为具有三个横管。最初發生的几个胞管很快地轉向兩側平伸生長（圖11—7.₃）。

Glyptograptus 代表劍筆石式，自亞胎管的一側生胞管 1，自 1 生胞管 2，自 2 生胞管 3，自 3 生胞管 4，相繼發生的兩者之間均以横管相連，因此其特点为具有三个横管。最初發生的胞管很快地轉而向上生長，此后 3 及 4 各自出芽向上發育成相对的兩排胞管。另有些劍筆石式的代表（例如一部分*Climacograptus*）相对的兩排胞管，一直交錯發生，如圖11—7.₄所示，由 1 生 2， 2 生 3， 3 生 4， 4 生 5，

5生6，如此交錯不已、直到筆石体不再發育为止。由于兩排胞管相对地沿同一方向生長，它們便沿共管所在的一側互相連接，兩个共管合而为一，在圖11—7.所示的第一种情况下，兩排胞管开始分别發育后，便在共管中央生出等分共管的中隔壁。在圖11—7.4所示的第二种情况下共管中不生中隔壁。由于兩排胞管生長的方向与基胎管尖端所指的方向一致，当它們沿共管所在的一側互相連接时，便將从基胎管尖端伸出的綫管包裹起來，使之強化而成管軸。在有中隔壁的种屬中，管軸位于中隔壁的中央，在沒有中隔壁的种屬中，管軸位于共管

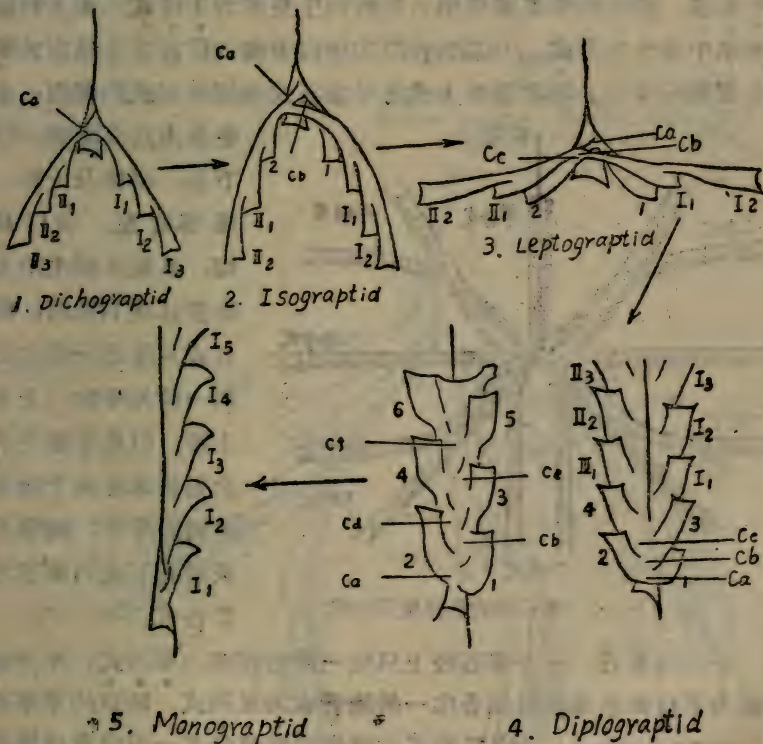


圖.11—7.各种筆石的早期發育方式

Dichograptid: 均分筆石式 Isograptid: 同筆石式 Leptograpitd: 纖筆石式 Diplograptid: 雙筆石式 Monograptid: 單筆石式

的中央（圖11—7，4）。

*Dimorphograptus*及*Monograptus*均屬單筆石式；自胎管的一側生出胎管 I^1，不再延到他側，也不生胞管 II_1 僅在同側發生胞管 I^2，自 I^2 以同样方式發生 I^3，如此則另一側的胞管完全消失，形成單枝單列的筆石体，管軸生在共管壁中，位于不生胞管的一方（圖11—7_5）。

筆石枝的生長方向各各不同，以胎管基部尖端朝上，管口朝下，凡与管口方向一致垂直生長者为下垂式，与此方向斜交生長者为下斜式，先下斜而后轉为水平者为下屈式，垂直胎管軸的方向水平伸出者为平伸式，朝基胎管頂端所指方向斜向生長者为上斜式，先上斜而后轉为水平者为上屈式，与基胎管頂尖所指方向一致直立生長者为攀合式（圖11—8）。早期發育方式为对筆石式和同筆石式的筆石，分枝生長方向有下垂、下斜，下屈，平伸及上斜，上屈等类型。但仔細观察，其最早發生的几个胞管总是下垂的；纖筆石式的筆石分枝生長方向一般为平伸，上屈或上斜，但最早發生的几个胞管总是由下斜而迅速轉向平伸；劍筆石式及單筆石式的筆石均屬攀合式。

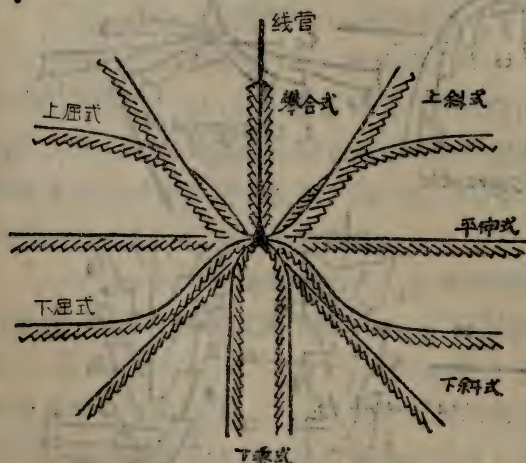


圖 11—8．筆石枝的各种生長方向

分枝的筆石，一个筆石枝上只生一排胞管成为單列式，至分枝攀合成为單枝則在單枝兩側各生一排胞管成为双列式，晚期的單筆石类（Monograptids），又因双列式的兩排胞管消失其一而成單枝單列。个别的屬，如*Phyllograptus*（叶筆石）四个分枝上攀拼攏，胞管成四列式排列（圖11—9）。

自中寒武紀开始出現的樹形筆石类具有正胞、副胞与莖胞等三种不同的胞管，三者同自前一个莖胞生出，新生成的莖胞又生出其后的三个胞管，如此連續發育，長成筆石枝。正胞大，副胞較小，均向外开口，莖胞沒有开口，在莖胞中生有連貫的几丁質莖系（圖11—10）。自奥陶紀开始兴起的正筆石类，在一个筆石体上所有的胞管基本上同形。前面已經提到，这些胞管一端向外开口为



圖 11—9．筆石胞管的各种排列方式
Didymograptus：單列式；*Diplograptus*：双列式；*Phyllograptus*：四列式

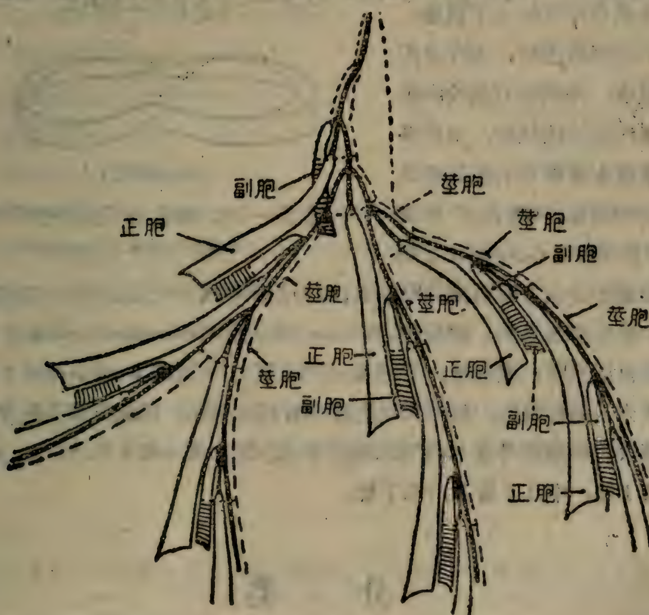


圖 11—10．樹形筆石的三种胞管及莖系（*Dictyonema flabelleforme*）
（据Schrock 及 Twenhofel）

胞管口，开始生長的一端通向共管。攀合的單枝筆石將从基胎管尖端伸出的管綫，包圍在共管中強化成为細棍狀管軸。

波蘭古生物学家柯茨罗夫斯基（R. Kozlowski）研究樹形筆石类外骨骼的微細構造，証明其胞管壁包括構造不同的內、外兩層；內層較厚，由許多兩头尖的半环狀条帶拼合而成，反映出胞管的生長綫。外部为膜狀層，呈平行排列的薄層狀結構，胞管次生加厚部分以及筆石枝上連接各个胞管的部分均由此層構成(圖11—11)。正筆石类胞管壁的微細構造略有不同。根据普尔納(J. Perner)对于*Monograptus*及*Retiolites*的研究，認为正筆石类的胞管壁可分四層，最外部为表皮層，上有褐色細紋；其內为黑色較厚的几丁質層；再向內为楔形構造層，由許多楔形条帶組成，与樹筆石类的內層相似；最內部为柱狀層，由許多垂直胞管壁表面排列的柱狀組織構成，其內面包以極薄的內皮層。后經古瑞克（G. Gusick）研究，楔形構造層由方解石結晶所組成，認为是保存成为化石过程中的次生構造，与胞管壁的原生構造无关。魏曼(C. Wiman)观察到*Monograptus priodon*（單筆石）的胞管壁包括三層：表皮層，黑色層及內皮層，并發現*Diplograptus*（劍筆石）的胞管壁亦具同样構造，且在其黑色層上看到生長綫；因此正筆石胞管壁很可能由三層構成，極薄的外層与內層以及較厚的中層。布尔曼（O. M. B. Bulman）称之为几丁層，中几丁層及內几丁層。

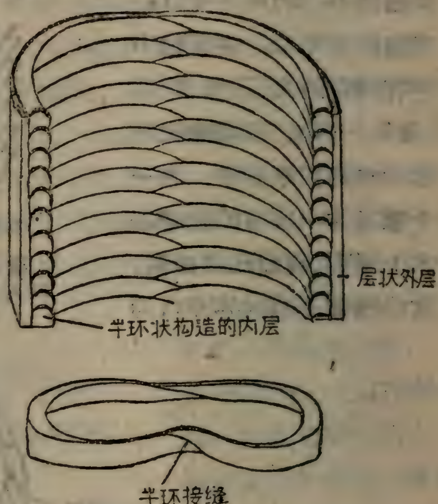


圖 11—11. 樹形筆石胞管壁的微細構造
（据Shrock Twenhofel）

分　类

根据外形的、筆石体結構、胞管性質以及生活方式的不同，筆石

动物可以划分为兩个目：樹形筆石目及正筆石目❶。根据魯德曼（R. Ruedemann）于1947年所作的綜合分类，兩目共包括13个科❷。

筆石动物綱（Class Graptolithina）

樹形筆石目（Dendroidea）

樹筆石科（Dendrograptidae）

刺筆石科（Acanthograptidae）

絲毛筆石科（Inocaulidae）

羽筆石科（Ptilograptidae）

輪筆石科（Cyclograptidae）

正筆石目（Graptoloidea）

均分筆石科（Dichograptidae）

棒管筆石科（Corynograptidae）

纖筆石科（Leptograptidae）

双头筆石科（Dicranograptidae）

劍筆石科（Diplograptidae）

舌筆石科（Glossograptidae）

網壁筆石科（Retiolitidae）

單筆石科（Monograptidae）

柯茨罗夫斯基（R. Kozlowski）在其多年的工作中，收集了許多新的資料，并根据其研究成果提出筆石动物綱包括許多区别顯著的种类。过去有許多新的屬种尚未發現，我們一向認为筆石綱是一个比較單純的生物部門，其实不然。柯氏并对筆石动物綱的分类提出了新的意見，認为应当划分为五个目。

樹形筆石目（Dendroidea）筆石体樹狀或叢狀，胞管分莖胞、正胞和副胞等三种；在筆石枝上排列成單列式，莖胞中具有連續的几丁質莖系，三种胞管均由莖系發生；筆石枝很多，相鄰的三枝間常有横管相連，第一个胞管自基胎管的一

---

❶近60年來多数学者認为，筆石应屬腔腸动物門，最初列为水螅綱下的一个目（Order Graptolithina）。1938年布尔曼（O.M.B.Bulman）研究了大批筆石化石，將筆石目提为腔腸动物門下的一个独立的綱（Class Graptolithina）。現仍按布尔曼的意見，把筆石动物列为一个綱。

❷R.Ruedemann: Graptolites of North America, 1947。

侧發生。中寒武紀一石炭紀。

包括Dendrograptidae(樹筆石科), Acanthograptidae（刺筆石科）及Ptilograptidae（羽筆石科）等三科。

管筆石目（Tuboidea）筆石体不規則，变化較大，胞管分正胞、副胞及莖胞三种类型；但各个莖胞的划分不明顯，呈不規則的管狀，長短不一，具莖系；莖系的發育也不規則，在分枝上所有正胞排列于同一側，常成对地聚集而生，副胞在分枝的兩側均有，胞管的排列比較零乱。下奥陶紀一上志留紀。

包括Idiotuboidae, Tubidroidae 及 Cyclograptidae（輪筆石科）等科。

房筆石目（Camaroidea）筆石体成蔽衣狀，很像苔蘚虫，正胞由不同的兩部分構成，基部膨大成束狀，頂部收縮成領襟狀圓管，副胞或有或无，具有莖系。此目僅由五个屬構成，均產于波蘭的下奥陶系。

莖系筆石目（Stolonoidea）筆石体分枝狀或蔽衣狀，莖系極發育，但不規則；在莖胞中包有單条或成束的莖軸，莖胞上生环圈狀的生長綫，与其他各目的半环式生長綫不同；除莖胞外僅生正胞，没有副胞。此目僅包括一个屬，發現于波蘭的下奥陶系。

正筆石目（Graptoloidea）筆石体由有定数的筆石枝或單枝組成，通常筆石枝上僅生正胞，没有副胞及莖胞；胞管排列成單列式或双列式，个别的屬成四列式在化石中没有發現过莖系，柯茨罗夫斯基認为，此乃由于正筆石的莖系未經几丁質化，因而未能保存成为化石。第一个胞管發生于亞胎管的一側；上寒武紀一上志留紀。此目包括70个屬，共計数百个种，可以归納为九个科：

Dichograptidae（均分筆石科），Corynograptidae（犄管筆石科），Leptograptidae（纖筆石科），Dicranograptidae（双头筆石科），Diplograptidae（劍筆石科），Glossograptidae(舌筆石科)，Retiolitidae（細網筆石科，Dimorphograptidae（双形筆石科），Monograptidae（單筆石科）。

柯氏的分类中，樹形筆石目及正筆石目基本上与魯德曼的分类一致，僅柯氏將輪筆石科列入管筆石目，在正筆石目中將*Dimorphograptus*（双形筆石）單列为一科，魯德曼則將*Dimorphograptus*附列于單筆石科之前，没有單列为一科。其余管筆石目，房筆石目及莖系筆石目所包括的种屬極少，且大部僅在波蘭找到，世界各地尚未發現；因此我們基本上还是用魯德曼的分类，僅个别地方就柯氏意見加以补充。

樹形筆石目（Dendroidea）

筆石体樹狀或叢狀，胞管分莖胞、副胞及正胞三种，在筆石枝上排成單列；莖胞中具有連續的几丁質莖系，三种胞管均由莖系發生。第一个胞管生自基胎管的一側，筆石枝很多，以均分法或不規則的分岔生出。樹形筆石的胎管常埋藏于几丁質的类根構造中，說明此类筆石多营底棲固着生活，以胎管尖端向下固着于底層，筆石枝向上伸展。中寒武紀—石炭紀。

樹筆石科（Dendrograptidae） 筆石体樹形、叢狀、圓錐狀或扇面狀，筆石枝以均分式生出，常具明顯的短莖及根，或具附着底盤，常生橫耙。中寒武紀—石炭紀。

Dictyonema Hall（網筆石） 筆石体圓錐狀或扇面狀，胎管常包圍在根狀構造中；筆石枝以均分式生出，各枝近乎平行，枝間有橫耙



圖 11—12. *Dictyonema flabelliformis* (Eichuald) 下奥陶紀，北美，×½



圖 11—13. *Dendrograptus ireegulis* Sun. 下奥陶紀，河北开平

相連，形成網格狀；正胞为直管狀，側面呈鋸齒狀，副胞形狀不定，二者均極小（圖11—12）。中寒武紀—下石炭紀。

Dendrograptus Hall（樹筆石） 筆石体樹叢狀，筆石枝分枝不規則，枝間无横靶，短莖及根狀構造發育；有时具底盤，正胞側面鋸齒狀（圖11—13）。上寒武紀—下石炭紀。

Desmograptus Hopkinson（絞結筆石） 与網筆石相似，不同点在于本屬筆石枝弯曲，相鄰的枝常互相絞結，橫靶極少（圖11—14）。奥陶紀—石炭紀。

Callograptus Hall（无羽筆石） 筆石体不規則或偶呈圓錐形，具有明顯的莖，莖上有时生胞管；筆石枝均分，近平行排列，橫靶極少或无；正胞直管狀，副胞形狀不定（圖11—15）。上寒武紀—石炭紀。

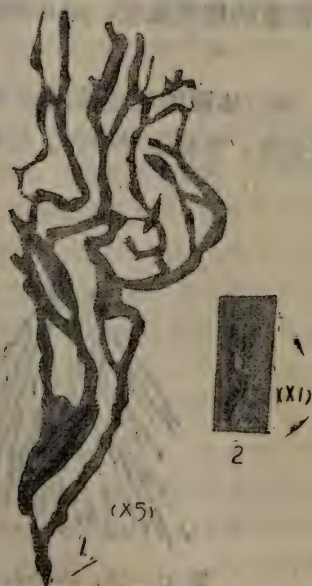


圖 11—14. *Desmograptus yehliensis* Sun. 下奥陶紀，河北开平

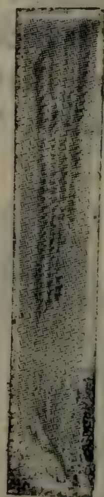


圖 11—15. *Callograptus bulmani* Sun. 下奥陶紀，河北灤縣 $\times 2\frac{1}{2}$

刺筆石科（Acanthograptidae） 筆石体叢狀或杯狀，筆石枝不規則地分生，常弯曲，胞管細長管狀。上寒武紀—上志留紀。



圖 11—16. *Acanthograptus granti* Spencer
志留紀，北美

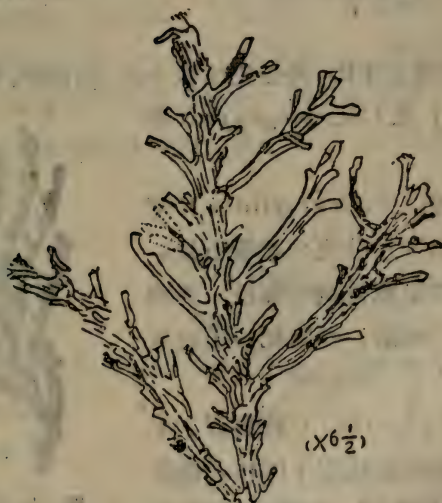


圖 11—17. *Acanthograptus macilentus* Hsü
下奧陶紀湖北，宜昌

Acanthograptus Spencer（刺筆石） 筆石体樹叢狀，自短莖生筆石枝，枝多短粗；胞管排列成組，至近口端彼此分散，正胞口部局部延長成口刺（圖11—16，11—17）。

絲毛筆石科（Inocaulidae） 筆石体樹形，具各級筆石枝，胞管細長排列成束，筆石枝表面圍生許多細絲。寒武紀—志留紀。包括：*Thallograptus*（圖11—18）*Inocaulis*．*Medusaegraptus*，*Diplospirograptus*等几屬。

輪筆石科（Cyclograptidae）筆石体具圓形底盤，筆石枝自底盤輻射生出，各枝独立生出，再分生少数小枝。志留紀。包括：*Cyclograptus*（圖11—19）及*Calyptograptus*等屬。

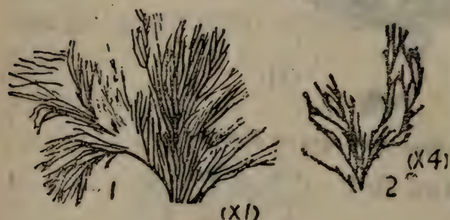


圖 11—18. *Thallograptus gracilis* Ruedemann. 下奥陶紀，北美



圖 11—19. *Cyclograptus rotadentatus* Spencer. 中志留紀，北美

羽筆石科（Ptilograptidae） 筆石体樹形，由主枝分生少数筆石枝，枝的兩側再生羽狀排列的側枝；正胞直管狀，常不顯著。奥陶紀—上志留紀。

Ptilograptus Hall（羽筆石） 筆石枝少，兩側交錯地密生側枝，排成羽狀；正胞直管狀，側面成鋸齒形（圖11—20）。奥陶紀—志留紀。

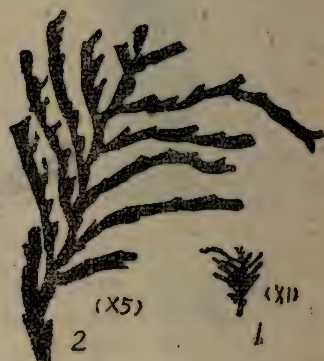


圖 11—20. *Ptilograptus poctai* Ruedemann 奥陶紀，北美

正筆石目（Graptoloidea）

筆石体由有定数的筆石枝或單枝組成，通常筆石枝上僅具正胞，胞管排列成單列或双列，个别的屬具四列胞管；筆石枝生長方向自下垂式以至攀合式。晚期各科由于筆石枝攀合，將絲狀体包圍、強化成为中軸。第一个胞管發生于亞胎管的一側，正筆石目常自具漂浮器管，如中央盤、底包等，有的以綫管附着于其他漂浮物体，应为漂浮或假漂浮生物。上寒武紀—上志留紀。

均分筆石科（Dichograptidae） 筆石体兩側对称地發展，筆石枝均分式地生出，最少者兩枝，最多者可由兩个原筆石枝开始均分7次到8次。兩个原筆石枝为第一級枝，多枝者依次均分成第二級，第三級…………以至多級筆石枝。有时則由兩个或四个主要的筆石枝，由一側或兩側生側枝；胞管簡單，近圓管狀，早期發育为均分筆石式或同筆石式；筆石枝生長方向自下垂式以至上斜式，个别的屬筆石枝向上生長，并沿共管所在的一側靠攏，但非眞正攀合。胞管排列成單列式，个别的屬为双列式、四列式。上寒武紀—中奧陶紀。

Clonograptus Hall et Nicholson（枝筆石） 筆石体兩側对称，至少具32个筆石枝，最多可生至第九級枝；胞管直管狀，相鄰的胞管彼此重叠；个别的种尙有副胞及莖胞（圖11—21）。上寒武紀—下奧陶紀。

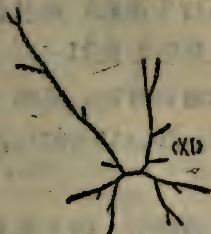


圖 11—21. *Clonograptus tenellus*（Linnarson）下奧陶紀。英格蘭×1

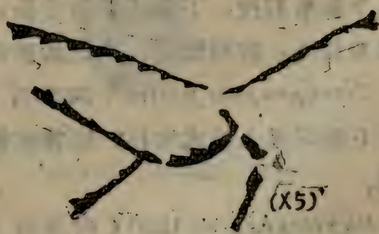


圖 11—22. *Loganograptus logani* var. *kaipingensis* Sun，下奧陶紀，河北开平，×5

Loganograptus Hall（劳氏筆石） 筆石体兩側对称，具 9—16 个筆石枝，前三級枝常大致等長，均較短，第四級枝長而稍曲；胞管直管狀（圖11—22）。下奧陶紀。

Dichograptus Salter（均分筆石） 筆石体兩側对称，具 5—8 个筆石枝，前兩級枝短，第三級長而微曲；胞管直管狀，比較顯著；筆石体中央常具角質中央盤（圖11—23，11—24）。下奧陶紀。

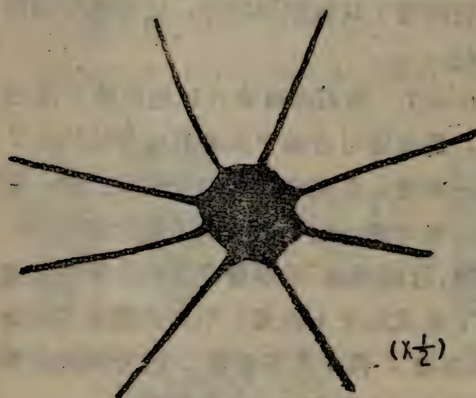


圖 11—23. *Dichograptus octobrachiatus* (Hall) 下奧陶紀，北美

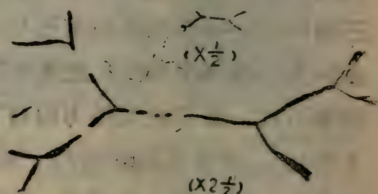


圖 11—24. *Dichograptus separatus* var. *hopeiensis* Sun，下奧陶紀，河北开平

Bryograptus Lapworth（蘚筆石） 筆石体常不对称，自胎管生出兩个原筆石枝，下垂或下斜生長，由原筆石枝生側枝，側枝或为單枝或为复枝，排列緊密；个别的种尙有副胞及蕠胞（圖11—25）。

Tetragraptus Salter（四筆石） 筆石体兩側对称，具四个筆石枝，下垂以至上斜式生長；胞管直管狀（圖11—26，11—27）。下奧陶紀。

Phyllograptus Hall（叶筆石） 筆石体橢圓形；四个筆石枝向上生長，背側攀合；胞管排成十字交叉的四列，胞管管狀，稍向外弯，全長重叠；早期發育屬同筆石式（圖11—28）。下奧陶紀。

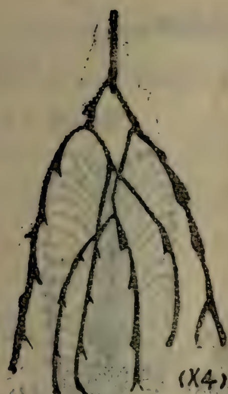


圖 11—25. *Bryograptus pusillus* Ruedemann, 下奧陶紀，北美



圖 11—26. 1—*Tetragraptus Quadribrachiatus* (Hall)（平伸式）下奧陶紀; 2—*Tetragraptus bryonoides* (Hall)（上斜式）下奧陶紀， 加拿大

Didymogruptus M'coy（对筆石） 筆石体具兩个筆石枝，胞管直管狀，極少数微有S—形弯曲，早期發育均分筆石式或同筆石式（圖11—29）。下—中奧陶紀。

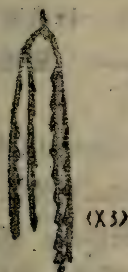


圖 11—27. A—*Tetragraptus pendens* Elles（下垂式）下奧陶紀，安徽

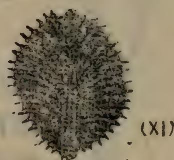


圖 11—28. *Phyllograptus anna* Hall下奧陶紀，湖北

Cardiograptus Harris and Keble（心筆石） 筆石体叶片狀，頂端凹陷，由兩个筆石枝攀合生長；胞管成双列，直管狀，口部稍寬，

筆石体中央具顯明的縫合綫（圖11—30）。下奧陶紀。

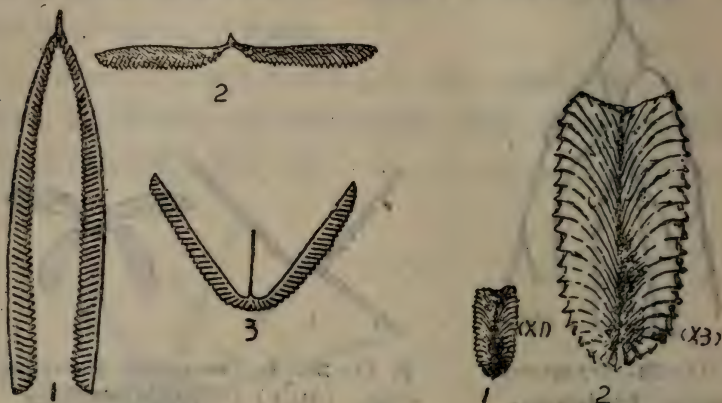


圖 11—29. 1—*Didymograptus murchisoni* Beck（下垂式），奧陶紀；2—*Didymograptus pennatulus* Hall(平伸式)，奧陶紀；3—*Didymograptus gibberulus* Nicholson（上斜式），奧陶紀

圖 11—30. *Cardiograptus orudus* Hsu奧陶紀，安徽宁國

犄管筆石科（Corynograptidae） 筆石体由胎管及少数胞管組成，胞管直管狀，自胎管的一側出生，口沿上生一枚或兩枚口刺。中奧陶紀。例如*Corynoides*（犄管筆石）（圖11—31）。

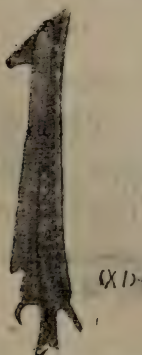


圖 11—31. *Corynoides curtus* Decker 奧陶紀。北美，×5

纖筆石科(Leptograptidae） 筆石体兩側对称，具兩个主枝，平伸生長，常至近末端卷曲；筆石枝細長稍曲，有时生側枝；胞管細長具有S—形的弯曲（向內弯），單列式；早期發育为纖筆石式。奧陶紀。

Leptograptus Lapworth（纖筆石）筆石体兩側对称，兩个筆石枝細長，平伸生長，有时近末端微微上屈，不生側枝（圖11—32）。奧陶紀。

Nemagraptus Emmons（絲筆石） 筆石体具兩个主枝，均細長弯曲成 S 狀；主枝的一側生側枝，主枝基部平伸与胎管成直交（圖11—33）。奧陶紀。

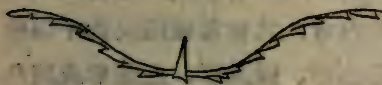


圖 11—32. *Leptograptus flaccidus* var. *macer* Elles and Wood，上奧陶紀，四川



圖 11—33. *Nemagraptus gracilis* Hall，中奧陶紀，北美

Dicranograptidae（双头筆石科） 筆石体分兩个筆石枝，上斜式生長，或早期攀合成單枝后期分岔，胞管單列式或部分成双列式，呈顯著的 S—形弯曲（向內弯）；早期發育为纖筆石式或劍筆石式，奧陶紀。

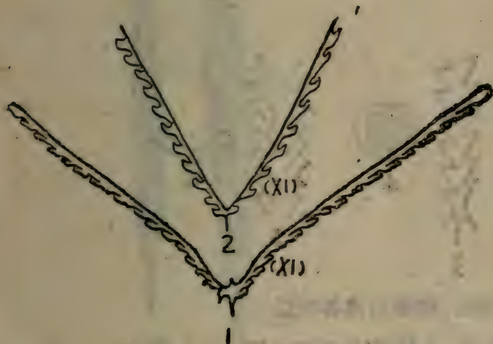


圖 11—34. 1—*Dicellagraptus gurleyi* Lapworth 中—上奧陶紀，北美；2—*Dicellograptus divericatus* Hall 中奧陶紀，安徽宁國

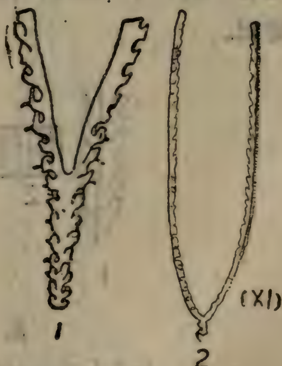


圖 11—35. 1—*Dicranograptus nicholsoni* Hopkinson 中—上奧陶紀，北美；2—*Dicranograptus kansuensis* Sun 中奧陶紀，甘肅

Dicellograptus Hopkinson（叉筆石） 筆石体分兩枝，上斜式生長，胞管單列，顯著地向內弯，管口向內卷形成口穴，有时兩枝至近末端交叉（圖11—34）。奥陶紀。

Dicranograptus Hall（双头筆石） 筆石体呈Y—形。兩个筆石枝先攀合然后分岔，分岔部分常交叉紐結。胞管先为双列，然后变为單列，胞管顯著的內弯（圖11—35）。奥陶紀。

劍筆石科（Diplograptidae） 筆石体單枝，攀合式；胞管双列，常部分重叠，呈直管狀，或不同程度的內弯；共管常被縱向的中隔壁分为兩半；筆石体的横剖面呈方形、長方形、橢圓形、近圓形或凹凸形（圖11—36）；早期發育劍筆石式。下奥陶紀—下志留紀。

Diplograptus Mccoy（劍筆石） 筆石体單枝，勁直，胞管双列，呈直管狀或不同程度的內弯；筆石体横切面方形、長方形、橢圓形、圓形或凹凸形。奥陶紀—下志留紀。根据胞管形狀及筆石体横切面的变化，分为若干亞屬（亦有学者將其提为若干独立的屬），例如：

1. *Orthograptus* Lapworth （直筆石）：胞管直管狀或稍內弯，生有口刺，筆石体横切面方形或近圓形（圖11—36）。奥陶紀—下志留紀。

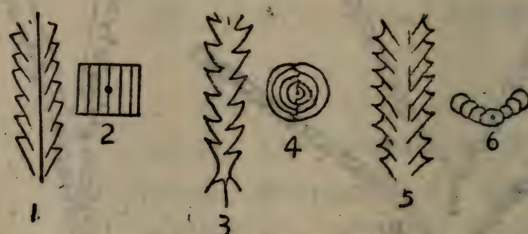


圖 11—36．劍筆石类各亞屬

1—2 *Orthograptus* sp; 3—4 *Glyptograptus* sp; 5—6 *Amplexograptus* sp.

2. *Glyptograptus* Lapworth （雕筆石）胞管內弯，管口向內斜，口沿弯曲，筆石体横切面近圓形。奥陶紀—下志留紀。

3. *Amplexograptus* Elles and Wood（圍筆石）胞管強烈地内弯，具顯著的口穴，筆石体横切面凹凸形。奥陶紀。

Climacograptus Hall（栅筆石）胞管成強烈的S—形弯曲，呈烟斗狀，因而近口端与中軸平行，口穴顯著，常为方形；筆石体横切面

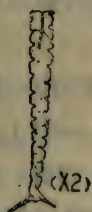


圖 11—37. *Climacograptus bicornis* Hall 奥陶紀，甘肃平凉

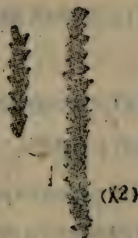


圖 11—38. *Cryptograptus antennarius*（Hall）奥陶紀，北美

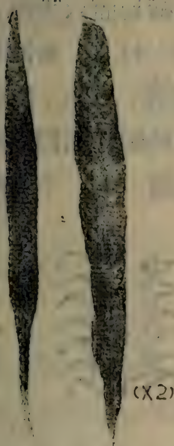


圖 11—39. *Trigonograptus ensiformis*(Hall)奥陶紀，北美

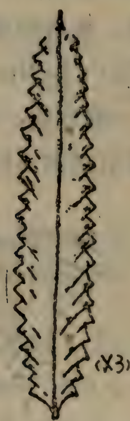


圖 11—40. *Petalolithus palmeus*（Barrande）下志留紀，湖北宜昌

橢圓形（圖11—37）。奧陶紀—下志留紀。

Cryptograptus Lapworth（隱筆石） 胞管短，呈S—形弯曲与中軸斜交成較大的角度，胞管壁極薄（圖11—38）。奧陶紀。

Trigonograptus Nicholson（三角筆石） 胞管直管狀，全長重叠，各排胞管口沿排成整齐的弧綫，筆石体橫剖面三角形（圖11—39）。奧陶紀。

Petalolithus (*Petalograptus*) Suess（花瓣筆石） 胞管直管狀，大部分重叠，筆石体偏平，橫切面長条形（圖11—40）。下志留紀。

舌筆石科（Glossograptidae）筆石体單枝，勁直，枝管双列式，呈直管狀或不同程度的內弯；胞管壁極薄，由管壁局部加厚而成的細棍及厚边与口刺組成刺網，作为筆石体的支架，有时兩口刺及中刺与綫狀物組成大網。奧陶紀。

Glossograptus Emmons（舌筆石） 筆石体橫切面圓形或橢圓形，胞管直管狀，胞管壁薄，但局部加厚，生成口刺及中刺，中刺分布于正、反面各一排或兩排（圖11—41）。奧陶紀。

Retiograptus Hall（罟筆石） 筆石体橫切面六方形，胞管直管狀或稍向內弯，胞管壁極薄，具刺網（圖11—41）。奧陶紀。

細網筆石科（Reliolitidae） 筆石体單枝，勁直，胞管双列式，直管狀或呈S—形弯曲，与 *Climacograptus* 的胞管相似；胞管壁破裂成細網狀，具有刺網支持筆石体，某些种具有大網。下奧陶紀—志留

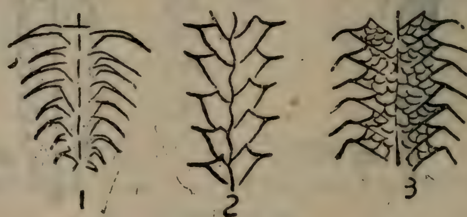


圖 11—41. 1—*Glossograptus kinksii* (Hopkinson) 中奧陶紀，安徽宁國；
2—*Retiograptus geinitzianus* Hall中奧陶紀，安徽宁國；
3—*Retiolites geinitzianus* Barrande志留紀，英格蘭

紀。

Reliolites Barrande（細網筆石）筆石体横切面方形，胞管直管狀，全長重叠；胞管壁变成細網狀；口沿，相鄰胞管交接处以及胞管外表，由于局部加厚形成許多細棍構成刺網（圖11—41）。志留紀。

双形筆石科（Dimorphograptidae）筆石体單枝，近基部胞管为單列，近末端变为双列；胞管直管狀，为从双筆石到單筆石的过渡型，例如*Dimorphograptus*（双形筆石）（圖11—42）。下志留紀。



圖 11—42. *Dimorphograptus* sp. 下志留紀

圖 11—43. 單筆石科胞管形狀的变化
I—漸变为卷叶狀；II—漸变成鈎狀；III—分离

單筆石科（Monograptidae）筆石体，單枝，攀合式，有时自一旁生幼枝；胞管排成單列，中軸圍于共管的背壁內（不生胞管的一側）。筆石体直、弯、盤旋或呈螺旋狀，变化較多，胞管直管狀者極少，多呈各种程度的外弯或彼此分离（圖11—43），早期發育为單筆石式，志留紀。

Monograptus Geinitz（單筆石）筆石体單枝，不生幼枝，直、弯、盤旋或螺旋狀；胞管直管狀（均分筆石式）或呈不同程度的外弯，口沿常起各种变化（圖11—43,11—44）。志留紀。

Rastrites Barrande （耙筆石）筆石体弯曲或呈勾狀；胞管細長管狀，彼此分离，口部微曲，共管比胞管纖細（圖11—43）。下志留紀。

Cyrtograptus Carruthers（弓筆石）筆石体由一个主枝及多数幼枝構成；幼枝自胞管的口部生出，还可再生幼枝。主枝弯曲，盤旋或螺旋狀，胞管多向外弯（圖11—45）。中志留紀。



圖 11—44. *Monograptus*（單筆石）各种类型的筆石体

1—*Monograptus colonus* Barrande; 2—*Monograptus nilsoni* Barrande; 3—*Monograptus spiralis* Geinitz; 4—*Monograptus turriculatus* Barrande

圖 11—45. *Cyrtograptus kirki* Ruedemann. 中志留紀，北美

筆石动物的演化　筆石动物演化迅速，其演化的進程表現于下列几方面：

I. 分枝数目的减少及生長方向的改变各种多枝筆石在演化过程中都表現出枝数逐漸减少的趋势，这可能是因为生長过于集中不易獲取食物，因而漸趋分散以獲得更多取得食物的机会。一般認为正筆石目部分由 *Dictyonema*（網筆石）演化而來，部分由 *Dictyonema*經

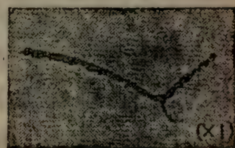


圖 11—46. *Cyrtograptus rigidus* Tullberg 中志留紀，云南，保山×1

过 *Bryograptus*（藓筆石）演化而來。例如由 *Dictyonema* 演化为多枝的均分筆石（32枝以上），然后依次演化为 *Loganograptus*（劳氏筆石,9—16枝），*Dichograptua*（均分筆石,5—8枝），*Tetragraptus*(四筆石， 4 枝)，*Didymograptus*（对筆石， 2 枝），以后再經过 *Leptograptus*（纖筆石， 2 枝）， *Dicellograptus*（叉筆石， 2 枝）， *Dicranograptus*（双头筆石，部分單枝）最后至 *Climacograptus*（栅筆石）則演化为一个單枝。

在分枝数目减少的过程中，分枝的生長方向也在不断地改变，其总的趋势为自下垂式逐步向攀合式發展。例如均分筆石科早期各屬多朝下垂或下斜的方向生長，漸次發展为平伸以至上斜；纖筆石科各屬主要为平伸式生長，再沒有下垂或下斜式的代表；双头筆石科僅包括上斜式及部分攀合的类型，劍筆石科則全部为攀合式生長。

在分枝数目減少和生長方向改变方向，均分筆石科在下奥陶紀时表現了复雜的平行演化。下奥陶紀初期，極短期內相繼出現了下垂式、下斜式平伸式以及上斜式的多枝代表，如下垂的藓筆石（*Bryograptus kjerulfi*），下斜的多枝筆石（*Adelograptus divergenis*）平伸的多枝筆石(*Clonograptus tenellus*)以及上斜的多枝筆石（*Adelagraptus hunnebergensis*)等。自下垂的藓筆石依次演化出下垂的四筆石（如 *Tetragraptus fruticosus*)及音叉狀的对筆石（如 *Didymograptus murchisoni*），自平伸的枝筆石演化为平伸狀均分筆石及四筆石（如 *Tetragraptus quadribrachiatus*）以至平伸的对筆石（如 *Didymograptus extensus*），与前一演化体系比較，速度較快，因此与前一体系中枝数相同的代表，往往出現的層位較低，自上斜的多枝筆石又演化出上斜的四筆石（*Tetragraptus bigsbyi*），攀合的叶筆石（如 *Phyllograptus typus*)以及上斜的对筆石(如 *Diplograptus gibberulus* 及 *D. fasciculatus* 等）（圖11—47）。

筆石动物也和任何好多其他生物部門一样，演化关系錯綜复雜，根据形狀所确定一个屬，分析研究其親緣关系，可有几个不同的來

源。以上所举不过是部分实例，借以說明下奥陶紀时均分筆石科平行演化的情況，不能視为当时筆石动物演化的全貌。

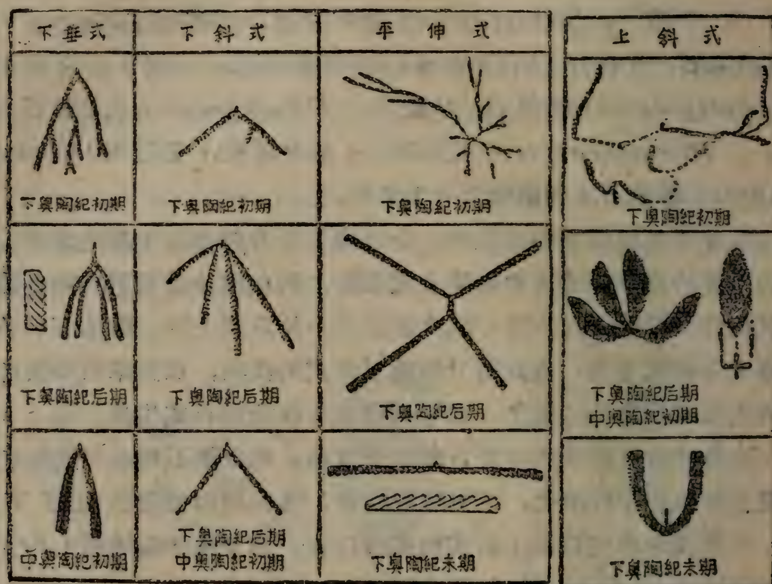


圖 11—47. 下奥陶紀均分筆石科的平行演化

I_1 *Bryograptus kjerulfi*; I_2 *Tetragraptus fruticosus*; I_3 *Didymograptus murchisoni*; II_1 *Adelagraptus divergenis*; II_2 *Tetragraptus postlethwaiti*; II_3 *Didymograptus affinis*; III_1 *Clonograptus tenellus*; III_2 *Tetragraptus quadribrachiatus*; III_3 *Didymograptus extensus*; IV_1 *Adelograptus hunnebergensis*; IV_2 *Tetragraptus bigsbyi*; *Phyllograptus typus*; IV_3 *Didymograptus gibberulus*

（据 A. M. Daires）

II. 早期發育方式的变化　目前已知的有均分筆石式、同筆石式、纖筆石式、双筆石式及單筆石式等五种类型。正筆石目各科中，均分筆石科屬均分筆石式或同筆石式，纖筆石式科屬纖筆石式，双头筆石科屬纖筆石式或双筆石式，劍筆石科屬劍筆石式。其余各科因限于資料目前的研究工作尚不能确定其屬何种發育方式。

以上五种發育方式系依次演化發生的，其連續变化体現于兩个方面。一为横管数目的增多；均分筆石式具一个横管，同筆石式具兩个

横管，織筆石式具三个横管，劍筆石式則具三个或三个以上的横管，單筆石式則因胞管成为單列，不再發育横管（圖11—5）。第二为最初几个胞管生長方向逐漸改变；均分筆石式及同筆石式最初的胞管下垂生長，織筆石式初生的胞管很快即轉向平伸，至劍筆石式則很快地轉而向上生長，單筆石式則为直接向上生長（圖11—7）。

Ⅲ．胞管形态的变化　樹筆石目具三种形态的胞管，即正胞，副胞与莖胞。正筆石目除極少数代表外，一般只生正胞。

原始的正筆石类如均分筆石科各屬胞管一般为簡單的直管狀，自下奥陶紀以后胞管的外形逐漸沿着兩个方向演化。

一个方向是胞管的腹側伸張，使胞管向內弯，管口也轉为向內傾斜。由于不同程度的內弯，使胞管形态發生一系列的变化，这一变化明顯地如織筆石科、双头筆石科、劍筆石科及舌筆石科等各科代表体現出來，絕大部分出現在中、上奥陶紀，因此中，上奥陶紀可称为筆石胞管的內弯期。

另一个方向是胞管向外弯或逐漸分离，这兩种变化均表現于單筆石科。由于胞管背側伸張，因呈各种程度的向外弯，例如自直胞管的單筆石（*Monograptus cyphus*）漸变为鈎狀胞管的單筆石（*Monograptus priodon*），同时又平行地演化出卷叶式胞管的單筆石（*M. lobiferus* 及 *M. vomerinus*）。另外一枝則由錐狀胞管的單筆石（*M. triangulatus*），由于胞管逐漸变長，以致彼此分离，同时口部稍卷演化为*Rastrites*（耙筆石）。單筆石科僅出現于志留紀，且在上志留紀时即趋衰退，因而下中志留紀可說是筆石胞管的外弯期（圖11—43）。

Ⅳ．胞管壁的变化　比較原始的筆石其胞管壁完整均匀。下奥陶紀时一部分劍筆石式的代表胞管壁普遍变薄而局部加厚，形成大網及刺網等構造，以支持筆石体，演化为舌筆石科。至上奥陶紀更因胞管壁進一步破裂，成为細網，而演化出細網筆石科。此科一直延續到志留紀。

总結起來筆石动物的演化可分几个階段:

寒武紀末期至下奥陶紀　化石代表以樹舌筆石目及正筆石目的均分筆石科为主，演化的主流为筆石体的簡化——筆石枝的数目逐漸減少。同时在不同的演化系統中采取了不同的生長方向：均分筆石科在此期間已完成了、从32枝以上簡化到兩枝的演化，不同枝數的各屬大多兼有下垂、下斜、平伸、上斜等各种生長方向的代表，單枝双列的类型与劍筆石、舌筆石等在此階段开始出現。

中奥陶紀及上奥陶紀　以纖筆石、双头筆石、劍筆石及舌筆石等科为主，是筆石动物的鼎盛时期，演化的主流为胞管向內弯曲。上举各科胞管基本上均向內弯，內弯的程度各科不同；在同一科中不同的种屬，內弯的程度也常不一致。劍筆石科因胞管形狀不同而引起的筆石体的横切面各異，为鑑定种屬的重要根据。舌筆石科則为胞管壁变化而產生的一个新枝；上奥陶紀时管壁進一步变化而發生了細網筆石科，在此时期內，筆石体繼續朝着簡化的方向發展；上奥陶紀以后正筆石目中不再有分枝的筆石出現。

志留紀以單筆石科为主，劍筆石科及細網筆石科的化石仍屬常見，演化主流为胞管形态的变化。各种單筆石的胞管呈不同程度的外弯，因而有鈎狀、壺嘴狀、卷叶狀等不同的形态，是鑑别种的重要根据。下志留紀由于胞管分离演化出 *Rastrites*（耙筆石），中志留紀由于幼枝的發生演化出 *Cyrtograptus*（弓筆石），使下、中志留紀的筆石群各具顯然不同的特点。

中志留紀以后筆石动物迅速走向衰落，上志留紀的筆石群以少数單筆石为主，志留紀末正筆石目即全告絕滅。

筆石动物的生态及生物学分类位置前已指出，筆石动物全部为海產：多数樹形筆石胎管上生有似根的固着器官，应为底棲定居动物，少数樹形筆石及絕大多数正筆石营淺海漂流生活，它們常用綫管附着于水草或其他漂浮物体，或自生漂流器官使身体能夠長期懸浮水中，例如某些分枝筆石的中央盤即屬此类器官。自北美奥陶紀地層所發現的

雕筆石(*Glyptograptus humicus*)及舌筆石(*Glossograptus pristis*).均有許多單枝群体附着于同一底胞上生長的現象，这半球形的底胞应为漂浮器官，是某些筆石动物群集而漂流的証据。由于漂流的習性、地理分布極广，筆石因而常成为世界范圍地層对比的主要化石。根据相同种群分布范圍及在各地区出現的先后顺序可以推定古代海陸分布及各地海洋交匯的情况。

筆石化石常大量保存于黑色頁岩，并非原來生活于黑頁岩沉積地区。黑頁岩多形成于水流不暢的还原环境，缺乏氧气而富于硫化氫，不利于正常海洋生物的生存，因而生物稀少。筆石动物漂流至此，常因环境不利而死亡，沉落海底，且因无其他动物的吞食或破坏，得以大量保存于当地典型的黑色游泥沉積中，成为主要的指相化石。

筆石为已絕滅的动物，其生物分类位置長期难于确定，曾先后被列为植物、角質海綿、八射珊瑚、苔蘚动物以及头足动物等。

近百年內較多的学者認为筆石动物具有几丁質骨骼，且常構成樹形复体，可与腔腸动物門的水螅相比拟，因而將其列入水螅綱。1938年英國的古生物学家布尔曼（O. M. B. Bulman）把它提为腔腸动物門中独立的一綱，取名筆石綱（Graptolithina）。

美國的古生物学家吳尔瑞克(E. O. Ulrich)与魯特曼(R. Ruedemann）認为筆石动物与苔蘚动物有比較接近的親緣关系，是比苔蘚动物較为原始的一类。他們的論据是：在群体的早期發育，分芽的生長方式及以群体的一般特点等方面兩类动物有其相似之处。

波蘭的古生物学家柯茨罗夫斯基（R. Kozlowski），經过自1938—48年的長期研究，認为筆石动物与低級脊索动物中的翼鰓类（Pterobranchia）有着密切的親緣关系，因为筆石动物复雜的莖系以及胞管壁內層的半环狀結構都与翼鰓类的*Rhabdopleura*（杆壁虫）相似，而这兩个特点則从未見于任何腔腸动物或苔蘚动物。因而主張筆石动物应为一个独立的綱，屬于半索动物亞門（Hemichordata）。

与柯茨罗夫斯基相同的看法，早在1905年已由俄國动物学家謝普

捷耶夫（А. Цепотьев）提出，但在当时未能引起各國学者的重視。当时謝普捷耶夫对單筆的（*Monograptus priodon* 与 *Rhabdopleura normanii*）的骨骼作了比較解剖，提出單筆石的管軸与*Rhabdopleura*的莖系为相同的骨骼構造，指出了筆石动物与翼鰓类的親緣关系。

謝普捷耶夫与柯茨罗夫斯基的結論，最近又由苏联学者奥布特研究筆石生殖器官的結果獲得了進一步的証明。奥布特（А. М. Обут）与其他許多苏联学者的研究工作發現筆石动物具有構造复雜的生殖器官，雌性器官与雄性器官有着顯著的区別；筆石动物有的是雌雄異体，有的則为雌雄同体。象这样的生殖器官是腔腸动物所不可能具有的，而无論就其形态或構造而言，均与翼鰓类相似。

由以上各点証明筆石动物屬于低級的脊索动物，应无疑議，自柯茨罗夫斯基提出关于筆石分类位置的主張后，已經獲得了某些著名古生物学家的支持（如布尔曼，Dawgdoff等）。

筆石动物各重要目及科的地史分佈表

目或科	地史分布													
	寒武紀		奥陶紀			志留紀			泥盆紀			石炭紀
	中	上	下	中	上	下	中	上	下	中	上	下一上
Dendroidea (樹筆石目)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Dendrograptidae (樹筆石科)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Acanthograptidae (刺筆石科)		—	—	—	—	—	—	—				
Lnocaulidae (絲毛筆石科)		—	—	—	—	—	—	—				
Ptilograptidae (羽筆石科)			—	—	—	—	—	—				
Cyclograptidae (輪筆石科)						—	—	—				
Graptoloidea (正筆石目)		—	—	—	—	—	—	—				
Dichograptidae (均分筆石科)		—	—	—	—							
Corynograptidae (棒管筆石科)				—								
Leptograptidae (纖筆石科)			—	—	—							
Dicranograptidae (双头筆石科)			—	—	—							
Diplograptidae (劍筆石科)			—	—	—	—						
Glossograptidae (舌筆石科)			—	—	—							
Retiolitidae (細網筆石科)					—	—	—	—				
Dimorphograptidae (双形筆石科)						—						
Monograptidae (單筆石科)						—	—	—				

第十二章 脊索动物門（Chordata）

一般特征与分类

脊索动物是动物界最高等的一門，包括脊椎动物在內。本門与动物界其他各門的主要区别如下（圖12—1）。

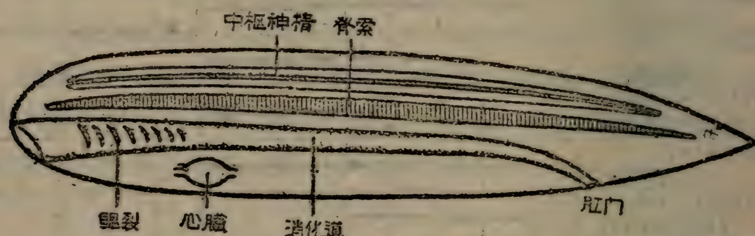


圖 12—1．脊索动物門的構造圖解據（Бобринский 及 Матвеевъ）

首先，整个身体具有脊索，脊索起着中軸骨的作用，是一个有彈性而能弯曲的軸索，由腸的背壁加厚而形成，因此它導源于內胚層。一切脊索动物具有脊索，但是只有低等脊索动物不終生保留着，而高等脊索动物的脊索只保存于胚胎时期，到了成年期这种胚胎器官就由脊索周圍的結締組織組成的脊椎所代替。

其次，分布于身体的背面的是中樞神經系統（脊髓和腦）呈管狀，管的內腔为神經管。无脊椎动物的中樞神經系統則大部分位于腹面，且无內腔。脊索动物的神經管由胚胎背面的縱溝形成，因此它起源于外胚層。

第三，腸道前部（食道）的腸壁，具許多成对的鰓縫，与外界溝通。水棲脊索动物終生都保存着鰓縫，但陸棲代表鰓僅在胚胎时期才有鰓縫。

脊索动物門可分为四亞門:

1 半索亞門(Hemichordata)包括一些特殊的原始的海棲脊索动物，以柱头虫(*Balanoglossus*)(圖12—2)为代表。古生代的筆石与本亞門的某些代表相似，可能是脊索动物祖先的一支。



圖 12—2. 柱头虫(*Balanoglossus*)



圖 12—3. 海鞘(*Ascidia mentula*)的外形(原大)

2. 尾索亞門或被囊亞門(Urochordata 或 unicata)包括一些营固着生活的海棲动物，以海鞘 *Ascidia* 为代表(圖12—3, 12—4)。

3. 无头亞門(Acrania)包括少数的海棲动物，僅有一头索綱(Cephalochordata)，其典型代表为文昌魚(*Amphioxus lanceolatus*)(圖12—5)。



圖12—4．海鞘幼虫至成年海鞘的变化

Ⅰ—自由游泳幼虫期；Ⅱ—初固着时的幼虫；Ⅲ—較晚階段

4.有头亞門或脊椎亞門（Craniata或 Vertebrata）是脊索动物中最進步的亞門，包括无顎綱、魚綱、兩棲綱、爬行动物綱、鳥綱和哺乳綱共六綱。

文昌魚概述文昌魚身体長，側扁，兩端尖細。头和軀干部无明顯划分。沒有偶鰭，身体的整个背面具有很低的背鰭，尾部具箭头狀的尾鰭。具有脊索、中樞神經系統及鰓裂多对。生活于淺海的泥沙中，分布广泛。

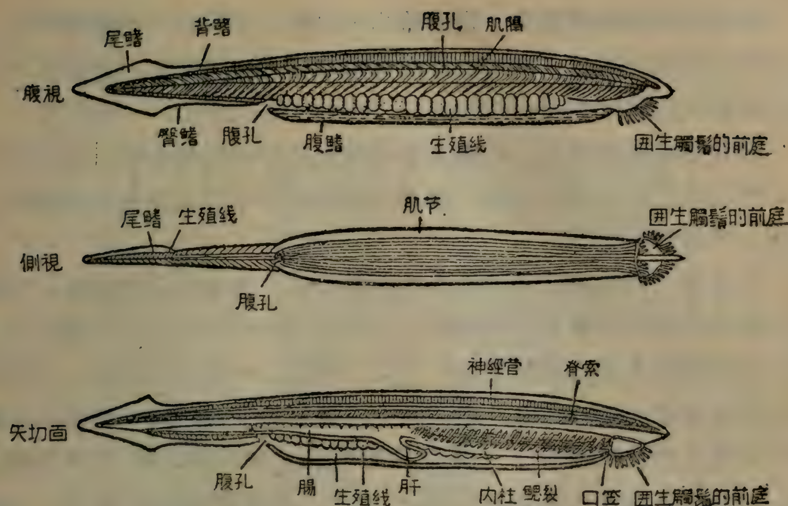


圖 12—5. 文昌魚（*Amphioxus lanceolatus*）

脊索动物門除脊椎动物亞門中有化石外，其他各种代表都沒有化石保存。

脊椎动物亞門（Vertebrata）

脊椎动物的一般特征 在动物界中，脊椎动物占主要的地位，这不僅是由于脊椎动物具有最高級的組織形式，也由于脊椎动物有很大适应环境的能力，分布于陸地空中及海洋，而一般下等动物則以水生生活为主，

脊椎动物的主要特点是：（1）一般具有兩側对称的体形，清楚地划分为头、頸、軀干和尾部；（2）具有兩对肢骨（但下等的脊椎动物肢骨不成对）；（3）主要的骨骼由肌肉包圍，屬内骨骼；（4）身体背部中央有一条神經索，由許多塊脊椎骨保护着；但下等脊椎动物与胚胎时期的脊椎动物无脊椎。

脊椎动物的骨骼構造 脊椎动物的骨骼，有軟骨与硬骨的区分。由骨骼的性質及变化，就可能推出脊椎动物演化的進程。骨骼又可分为外骨骼及內骨骼兩种。

外骨骼由皮膚形成。由表皮形成者如爬行类的角質鱗、鳥类的羽毛、哺乳类的蹄、角、毛等。由眞皮形成者如爬行类及魚类的鱗甲、骨板、牙齒等。

內骨骼 內骨骼是脊椎动物的主要骨骼。就發展程序來說，內骨骼一般由軟骨質逐漸变为硬骨質，同时这种变化也代表了演化的方向。內骨骼的主要構成部分是：（1）头骨：一般由头蓋骨、上顎骨及下顎骨組成。低等脊椎动物的头骨包含多数骨片，高等脊椎动物組成头骨骨片的数目減少。（2）脊椎骨：由軟骨質逐漸演变为硬骨質，同时由多数骨片逐漸融合为一塊骨。脊椎骨的外形也有一定的变化：如魚类的脊椎为双凹式，兩棲类的則为前凹后凸等。（3）肢骨：肢骨的演化由不成对發育到成对。下等魚类僅有背鰭及尾鰭，較高等的才有成对的胸鰭及腹鰭。成对胸鰭和腹鰭再演变而为四肢。兩棲类及下等爬行类四肢匍匐，不能支持体重，至高等爬行类及哺乳类四肢直立，这也是顯著的变化。

脊椎动物与古生物学發展的关系 脊椎动物是進化的高等动物，各种器官發育完全，分工作用也比較專一，研究起來方便，因此无論对于比較解剖上、胚胎發育上、系統發展上和化石保存上都能提供古生物学以非常丰富的宝貴資料，这就在古生物学的發展上起了巨大的作用。

分类 脊椎动物亞門可分为下列六个綱，它們的演化关系及时代分布，見圖12—6。

第一綱 无顎綱（Agnatha）也名圓口綱（Cyclostomata）奥陶紀—現代

第二綱 魚綱（Pisces）奥陶紀—現代

第三綱 兩棲綱（Amphibia）泥盆紀—現代

第四綱　爬行綱（Reptilia）石炭紀—現代

第五綱　鳥綱（Aves）侏罗紀—現代

第六綱　哺乳綱（Mammalia）三叠紀—現代



圖 12—6. 脊椎动物的演化及时代分布（分支粗細代表該类盛衰的大致情况）（据 Roemer）

第一綱　无顎綱（Agnatha）

无顎綱的特点　无顎綱与脊椎动物其他各綱不同，它沒有眞正的顎，因此得名。口不直接向外开口，而位于特殊吸着漏斗的深处，无偶鰭；一个鼻孔；具有鰓縫数对，例如現代的石吸鰻（圖12—7）。

无顎类化石發現于志留紀和泥盆紀地層里，統称为甲胄魚类（Ost-

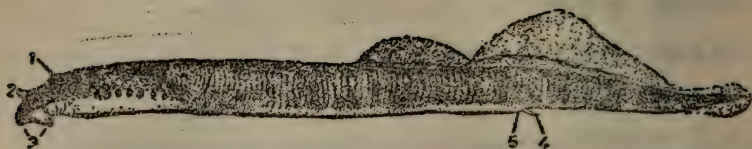


圖 12—7．石吸鰻的外形

racodermi）。例如 *Cephalaspis*（头甲魚）（圖 12—8），其头部由半圓形的整塊骨板組成，无顎，單鼻孔，眼居中央，具鰓縫、有尾鰭，无偶鰭。我國云南的下泥盆系中曾發現。*Pteraspis*（鰭甲魚）（圖12—9）產于泥盆紀，我國尙未發現。



圖 12—8．*Cephalaspis* sp.（头甲魚），下泥盆紀

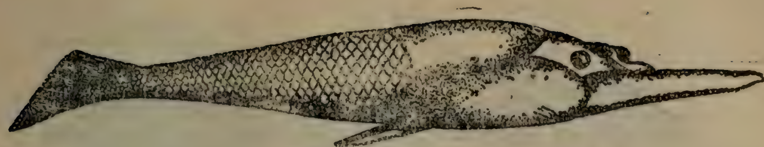


圖 12—9. *Pteraspis* sp.（鰭甲魚），泥盆紀

第二綱 魚 綱（Pisces）

魚綱的硬体特点、形态及構造 魚体包括头、軀干及尾三部。头骨可分为顎骨、眼骨及鰓盖骨等。顎骨上生有多数大小不等的牙齒。具胸鰭，腹鰭各一对，且有背鰭、臀鰭及尾鰭各一个。軀干部滿复鱗片（圖12—10）。



圖 12—10. *Lycoptera middendorffi* Müller（狼翅魚），
侏罗紀—白堊紀（据葛利普）

鱗片屬外骨骼，有各种不同的类型：1.楯鱗（圖12—11）；2.硬鱗；3.圓鱗；4.櫛鱗（圖12—12）。前二者代表原始的类型，多見于古生代及中生代。后二者多見于新生代及現代。从內骨骼方面看，主要的变化是軟骨質和硬骨質相互消長，可据此而分魚类为軟骨魚和硬骨魚等。

尾鰭类型 尾鰭的形态也有一定演化的意义。原始的尾鰭平均分生于尾端尖部的上下兩部， 可称为原始正尾；其后变为歪尾，半歪

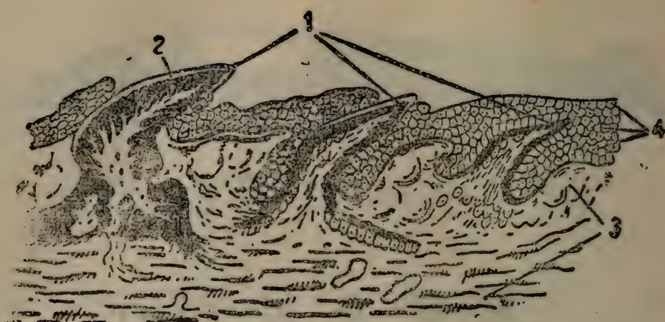


圖 12—11. 楯鱗与皮膚的縱切面

1—各不同發育階段的楯鱗：黑色为齒質，白色为充滿髓質的內腔

2—珐瑯質層；3—眞皮；4—表皮

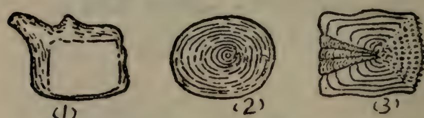


圖 12—12. 魚鱗的类型

1—楯鱗；2—圓鱗；3—櫛鱗

尾，最后变为正尾（圖12—13）。这种尾型的变化在鮁类的發育史上也可看到。

分类举例：

1.楯皮魚亞綱　特点是：內骨骼主要由軟骨質構成；身体的前部被以骨質的冑；甲冑由多数骨片組成，彼此有关節相連，可以活动。有些种类具有成对的前肢，肢体上还有骨板；另外有背鰭和尾鰭。后部有时有鱗，有时裸露。裸露者例如 *Bothriolepis*（溝鱗魚）（圖12—14）。溝鱗魚为我國中、上泥盆紀常見的化石。最近在我國四川發見有 *Kiangyousteus*（江油魚）屬中泥盆紀。

2.軟骨魚亞綱（Chondrich hyes）　特点是：骨骼完全由軟骨構成，具有楯鱗，鰭的端部有彈性鰭条支持着（圖12—15）。例如 *Lam a*（鮁魚），*Hybodus*（弓鮁）（圖12—16）等鮁类，后者產于我國

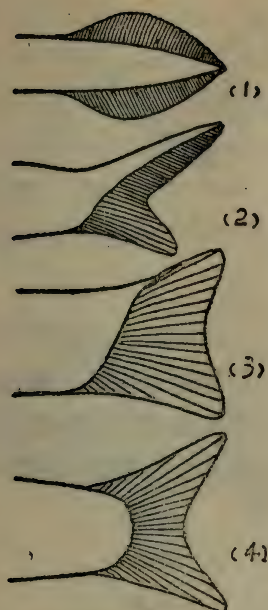


圖 12—13. 魚尾的类型
1—原始正尾; 2—歪尾; 3—半歪尾; 4—正尾

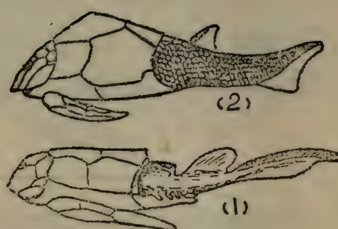


圖 12—14. 1—*Bothriolepis* sp.（溝鱗魚）2—*Pterichthys* sp.

三叠紀及侏罗紀地層中，僅以牙齒为主要化石。

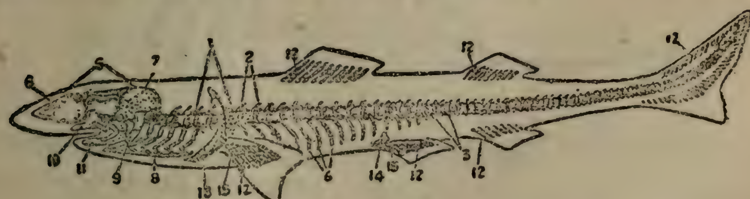


圖12—15. 軟骨魚亞綱鯊的骨骼圖解

3.硬骨魚亞綱（Osteichthyes） 特点是：具硬骨質的鰓盖；骨骼是硬骨構成（可能是一部分）；头骨如圖12—17；鱗为硬鱗或圓鱗，鰭內有硬骨質鰭条支持着。近代魚多屬此类，海水淡水均有。例



圖 12—16. *Hybodus hauffianus* E. Fraas上侏罗紀鯊（原長2.5米）德國

如中國侏罗紀白堊紀地層中的—*Lycoptera*（狼鳍魚）（圖12—10）和*Mesoclupea*（中鰶魚）。此类包含五个目（軟骨硬鱗目、棘鰭目、多鰭目、总鰭目、肺魚目），种类繁多。僅以总鰭魚綱及肺魚綱为例。总鰭魚类的特点是：具圓鱗，平列層鱗，偶鰭基叶很發展。尾鰭为正

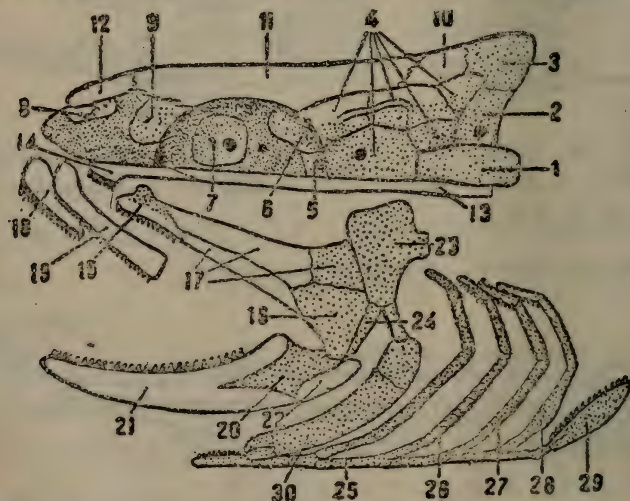


圖 12—17. 硬骨魚头骨的模式圖（鰓盖与圍眼圈已去掉）
軟骨內成骨以点表示

1—下枕骨；2—外枕骨；3—上枕骨；4—耳骨；5—基蝶骨；6—翼蝶骨；7—眶蝶骨；8—中篩骨；9—外篩骨；10—頂骨；11—額骨；12—鼻骨；13—副蝶骨；14—鋤骨；15—腭骨；16—方骨；17—翼骨；18—領間骨；19—上領骨；20—关鎖骨；21—齒骨；22—隅骨；23—舌領骨；24—續骨；25—29第一至第五鰓弧；30—舌骨

尾型，寬闊，兩叶相等；脊椎骨有些骨化（圖12—18）。肺魚类的特点是：終生保留着脊索，而椎体不發达，內骨骼主要为軟骨，具有肺。鰭也是軟骨質。肺魚类在淡水中活动較少，利用溶于水中的氧進行呼吸，也能用肺呼吸气态氧。例如泥盆紀原始肺魚（*Dipterus*）（双翼魚）（圖12—19）；三叠紀的 *Ceratodus*（古肺魚）（圖12—20）。硬鱗魚是軟体魚及硬骨魚間的过渡类型。

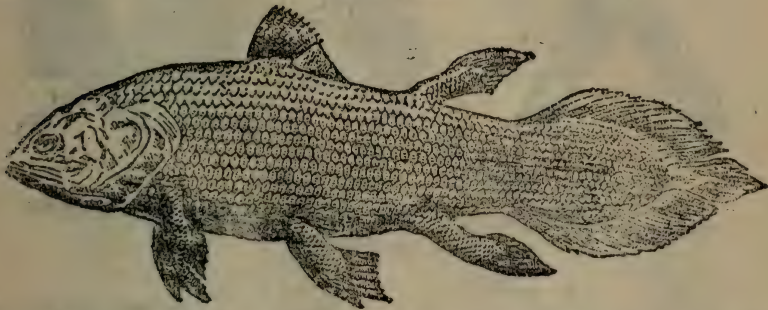


圖 12—18. 現代总鰭目的代表 *Latimera* sp.



圖 12—19. *Dipterus valenciennesi* Sedgw and Murch.
（双翼魚）中泥盆紀原始肺魚. 苏格蘭

魚綱地質时代的分布及在地層上的意义 目前我們所知最古老的魚类化石是从北美奧陶紀地層中找到的魚类鱗片和碎骨片，不易鑑定。抗战期間我國云南东部奧陶紀地層中也曾采得魚的骨片，惜标本因搬运遺失；苏格蘭上志留紀也產有多种下等魚类。泥盆紀时魚类極为發达，如鰭甲魚类（Heterostraci），楯皮魚类（Placodermi），总鰭魚类（Crossopterygii），肺魚类（Dipnoi）以及全头魚（Holocephalia）等。石炭紀魚类以鮫魚（Selachii）最为發达。三叠紀末期，軟骨

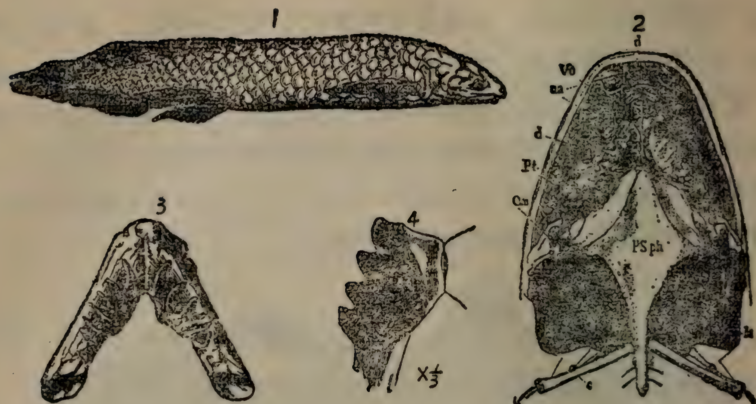


圖12—20. *Ceratodus* 角齒魚

1-*Ceratodus forsteri* Krefft 外形; 縮小,德國; 2-头骨底視; 3-下颚連牙齒; 4-*C. kaupi* Ag.牙齒×1/3

硬鱗魚已受到全骨魚(Holostei)的排挤。全骨魚在侏罗紀时占主要地位。白堊紀和第三紀眞骨魚特別發育，并有离棄淡水而逐漸迁到海水的趋势。魚类化石在鑑定地層时代上和岩相指标上有很重要意义。

第三綱　兩棲綱（Amphibia）

兩棲动物的特点　兩棲动物屬水陸兩棲。它們既保持了水棲祖先的許多特点，还具有陸棲动物的許多特征。兩棲类最顯著的特点是变态：幼年的蝌蚪用鰓呼吸且有不成对的鰭，而成年的蛙則用肺呼吸并且有成对的四肢。現代兩棲类的皮膚是裸露的。生殖一般仍在水中進行。心臟有一个心室兩个心耳。骨骼含有許多軟骨。头骨后端有二枕髁与第一脊椎相联接。脊椎比总鰭魚类更進一步骨化。現代兩棲类的脊椎骨为前凹后凸形；古代兩棲类的脊椎骨为多对骨片所組成，形式不一，可分为皮壳狀脊椎及弓狀（塊狀）脊椎等。（圖10—21），皮

壳狀脊椎是比較次要的一种，許多古生代的小兩棲类有之，而它还保存于現代蠑螈及虫狀的兩棲类中。構造簡單，有如紡綫筒狀，脊索沿其中軸通过。弓狀或塊狀脊椎是更重要的一种脊椎，不但較古的，大的兩棲类，而且現在兩棲类如蛙、甚至更高等的脊椎动物，也都具有这种構造。整个脊椎由間椎体及側椎体（即脊心）組成——間椎体在

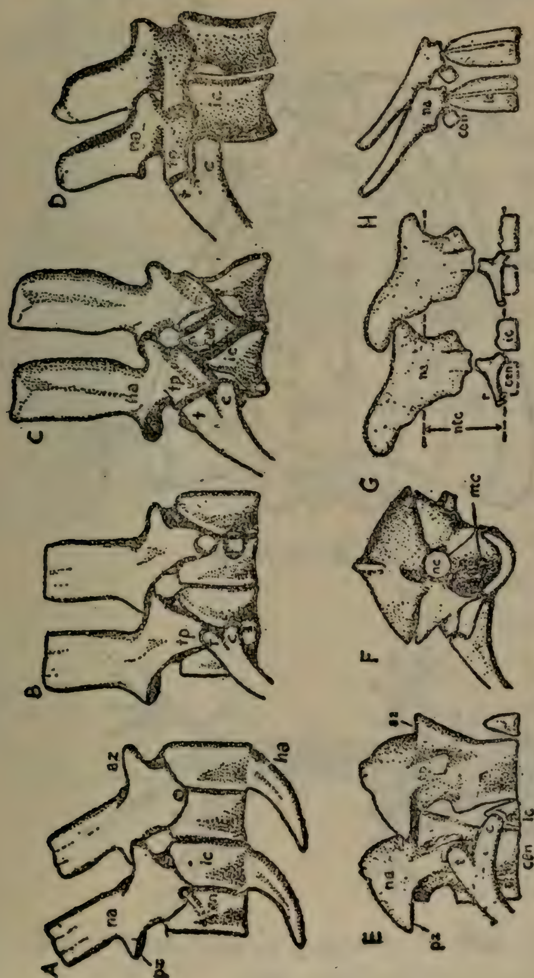


圖 12—21．兩棲动物脊椎骨的各种类型

A、B、C—弓椎前視；D—前椎，側視；E、F—西裘獸的背脊椎骨，側視及前視；G—中蛙的背脊椎側視；H—新翼魚背脊椎側視；ic—間椎；Cen—脊心

前，侧椎体在后。此种脊椎又可分为許多構造类型。脊椎骨的类型可作为分类的根据。

分类举例 古生代兩棲类屬于坚头类（Stegocephalia）（圖12—22），它們的特点是：头骨的上面和側面为多数成对骨片所組成，骨片間縫合綫很清晰。許多代表还在腹部复以瓦片狀排列的骨鱗，或成排的骨板。



圖 12—22. 坚头类的头骨



圖 12—23. 鰓龍（*Branchiosaurus*），*amblystomus* Credner

下二叠紀，德國

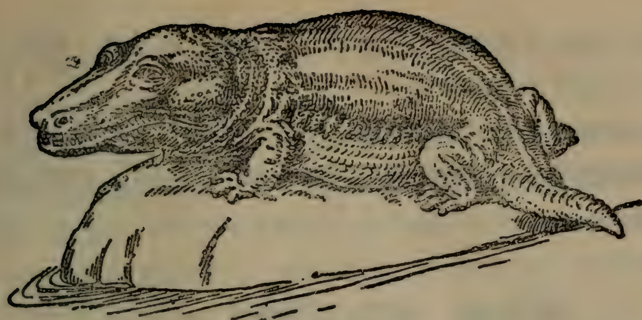


圖 12—24.（蝦蟆龍）*Mastodonsaurus* sp.

化石代表例如石炭紀二叠紀的鰓龍（圖12—23）及三叠紀之*M astodonsaurus*（蝦蟆龍）（圖12—24）。

兩棲动物的起源与地質时代上的分布 兩棲动物的祖先应該是有肺的和偶鰭的魚类——有偶鰭才有可能發展成五指附肢。因此，兩棲动物可能發源于肺魚类与总鰭魚类的共同祖先，因为头骨發育的情形，相似之点頗多。此外根据現代多鰭魚与肺魚來判断，古总鰭魚类的循环系統与兩棲类的循环系統也有許多相似之点。兩棲类初發現于泥盆紀，到石炭紀二叠紀最为發育（主要是坚头类，形体巨大，种类繁多）。因此通称石炭二叠紀为兩棲动物时代。至三叠紀末坚头类



圖 12—25. *Rana basaltica* Young（中新蛙）山东臨朐中新世

完全滅跡。現代生存之蛙（无尾目）与蠑螈（有尾目）化石，在白堊紀和第三紀地層中时有發現。

我國地層中找到的兩棲动物化石屬于无尾目（蛙目）。蛙类化石發現于山东臨朐縣中新統，保存完全（圖12—25）。在同一地点并發現有蝌蚪。

第四綱　爬行动物綱（Reptilia）

爬行动物的一般特征　爬行动物是眞陸棲者，其体温随外界变化，故称冷血的脊椎动物。一般体被鱗甲，具有五指（趾）的四肢。在特殊情况，为了适应生活环境，魚龍四肢变为鰭，翼龍四肢加皮膜；現代生活的龟类四肢变为鰭形，适于游水。終生用肺呼吸。从兩棲类过渡到爬行类，意味着高等动物征服大陸的一个步驟，在生物演化史上是一个重要的事件。

骨骼及其構造

头骨　头骨片数减少，但下顎仍由多对骨片組成。头骨后方有一个枕髁（与兩棲类不同）。骨片的排列及开孔（顳顬肌孔）的位置

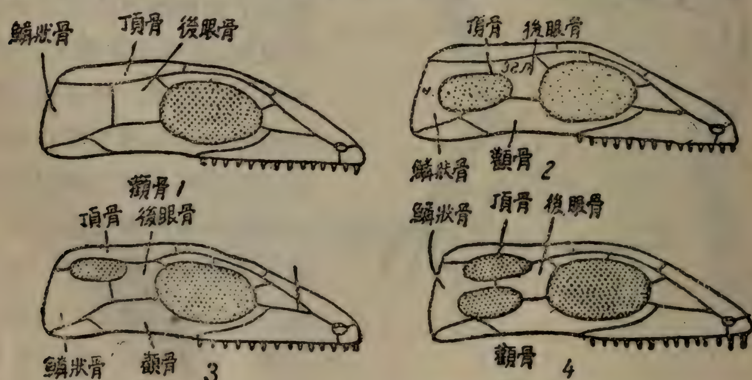


圖 12—26. 爬行动物的头骨类型（据Romer）
1－无孔型；2－下孔型；3－上孔型；4－双孔型

是爬行动物最重要的特性，也是分类的根据，一般分为无孔型、下孔型、上孔型和双孔型（圖12—26）。

脊椎骨　爬行动物有顯著的头、頸、軀干及尾（圖10—26），脊椎骨也有明顯的分化現象，可分为頸椎、胸椎、腰椎及尾椎；腰椎后部为荐椎，常为3—10个荐椎結成一个整体，称荐骨，椎体的兩端，原始的双凹，其他有的前凸，有的后凸，更有的双平；不同类型是适



圖 12—27. *Labidosaurus*（拉比龍）（原始杯龍类）骨骼全貌
（据Romer）

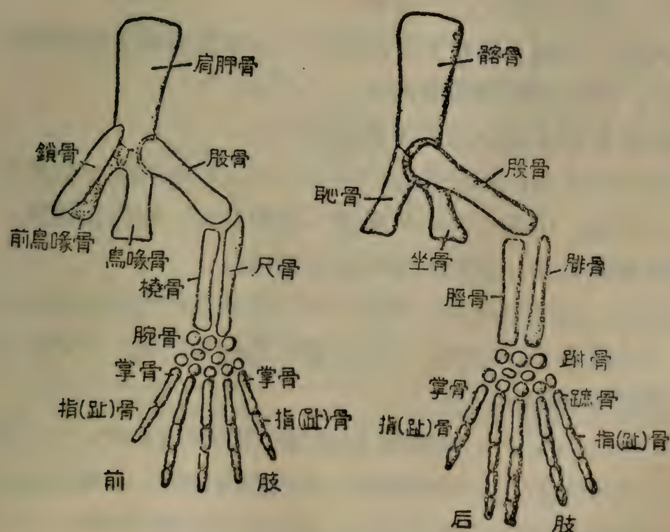


圖 12—28. 陸棲脊椎动物的四肢構造

应于各种生活环境的結果。

肢骨　下等爬行动物的肢骨生于身体的兩側，向兩側伸出，故腹部着地，匍匐行动。在高等爬行动物中肢骨逐漸变为垂直，由四足着地，支持体重。更有些爬行类，后足特別發育，用以着地，而前肢可以提高，为采取食物之用。陸棲脊椎动物的偶肢骨基本構造如圖12—28。

爬行动物的分类　根据头部骨骼及顳顬孔排列的位置，爬行动物可分为四类：

无孔类　組成头骨后部的主要骨骼为后眼骨、鱗骨、頂骨及顳骨。如果这些骨骼密接无孔，就叫无孔型，可以最古老的杯龍亞綱（Cotylosauria）为代表。龟鼈屬于此类。

下孔类　孔穴位于后眼骨，鱗骨和頂骨之間；后眼骨及鱗骨在上方相接，称下孔型，以魚龍为代表。

上孔类　孔穴位于后眼骨，鱗骨和顴果之間；后眼骨与鱗骨在下方相銜接。獸形类屬于这个类型。

双孔类　兼有上孔和下孔而鱗骨与后眼骨在兩孔之間相接，則称为双孔型，鱷魚及恐龍均屬此类。

但本章根据生态分述若干代表如次：

陸生的双孔类，以恐龍类（Dinosauria）为主，一般身体庞大，重逾40—50噸，但也有体小如鷄者，有的食肉，有的食植物。

恐龍种类繁多，大别为蜥龍和鳥龍兩目。

蜥龍目　具三射坐骨（圖12—28）許多原始代表以后二足行走，肉食；但也有四足行走的，它們多屬食植物的代表。它們的下頜全長生有简單的圓錐形牙。

Lufengosaurus（祿丰龍）（圖12—30）長約5米，头小頸長，前足較小，后兩足行走，特別發育；牙銳利成錐形；足趾有爪；尾長。發現于云南祿丰上三叠紀地層中。同層中还找到云南龍。



圖 12—29. 恐龍类的坐骨类型

1—三射坐骨（蜥龍目：*Allosaurus*）

2—四射坐骨（鳥龍目：*Thescelosaurus*太西龍）



圖 12—30.（*Lufengosaurus huenei* Young許氏祿丰龍）上三叠紀

云南东部祿丰（据楊鍾健）

Helopus Wiman et Andersson（盤足龍）（圖 12—31）四足行走，高2.3米，長 13.3 米，头小，頸長，尾長。营沼澤生活，故足掌为盤形，產于山东蒙陰侏罗紀（原作白堊紀）地層中。

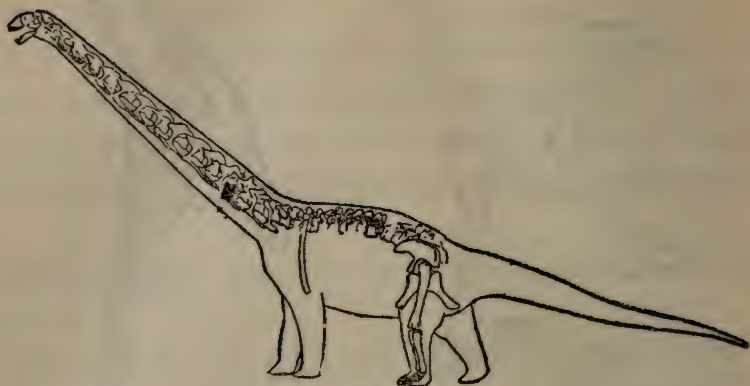


圖 12—31. *Helopus*（盤足龍）山东侏罗紀（原定为白堊紀）

鳥龍目　具四射坐骨（圖12—29），兩足或四足行走。許多代表的顎前方无牙，只有角質喙。例如 *Proiguunodon*（原禽龍）（圖12—32）。

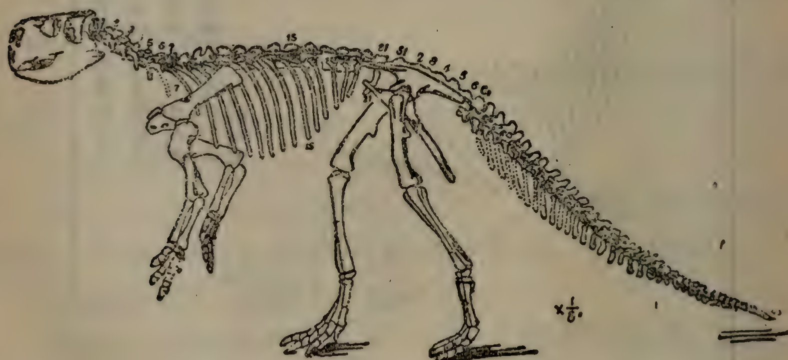


圖12—32. Proiguanodon Osborn下白堊紀，蒙古

陸生的下孔类 如二齒獸（*Dicynodon*）（圖12—34）屬獸形亞綱（*Theramorpha*），头大，头骨狹長，无齒或只有一对比較發育的犬齒，繁殖于二叠紀三叠紀。我國新疆下三叠系曾經找到。

Bienotherium Young（卞氏獸）（圖12—35）也屬于獸形亞綱，

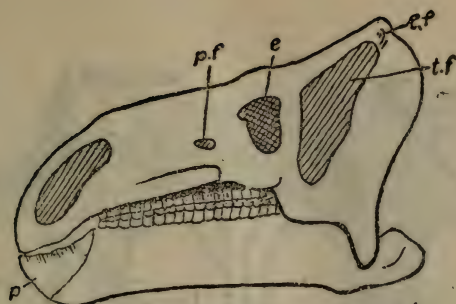


圖 12—33. *Iguanodon* sp.（禽龍）

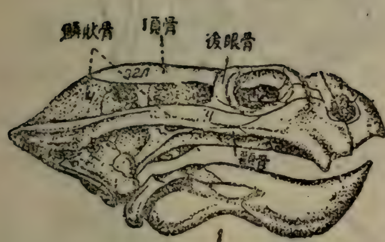




圖 12—34. *Dicynodonkolbei* Broom二叠—三叠紀（二齒獸）的头骨

左—头骨的側視；右—头的复原圖

牙齒分化为門牙、犬牙、臼齒，这就接近哺乳动物綱，但下頜骨仍由数塊骨片組成，这又是爬行动物的特征，故仍認为爬行动物。發見于云南祿丰的上三叠系中。

水生的无孔类　如*Ichthyosaurus*（魚龍）（圖12—36）头部具長嘴，大眼眶，眶周圍有15—20塊巩眼骨，頂骨及額骨俱小，單枕顆。牙尖錐形，光滑或呈縱紋。脊柱分尾部及尾前部，无眞頸，也无荐骨，脊椎骨120—150塊，而尾椎占約100塊。

空中生活的无孔类　如翼龍类的翼手龍（Pterosauria, *Rhamphorhynchus*）（圖12—37）前肢后指生有肌肉質膜，用以滑翔。前肢上具有長爪，可用以掌握樹枝。齒尖錐形，为食昆虫及其他动物之

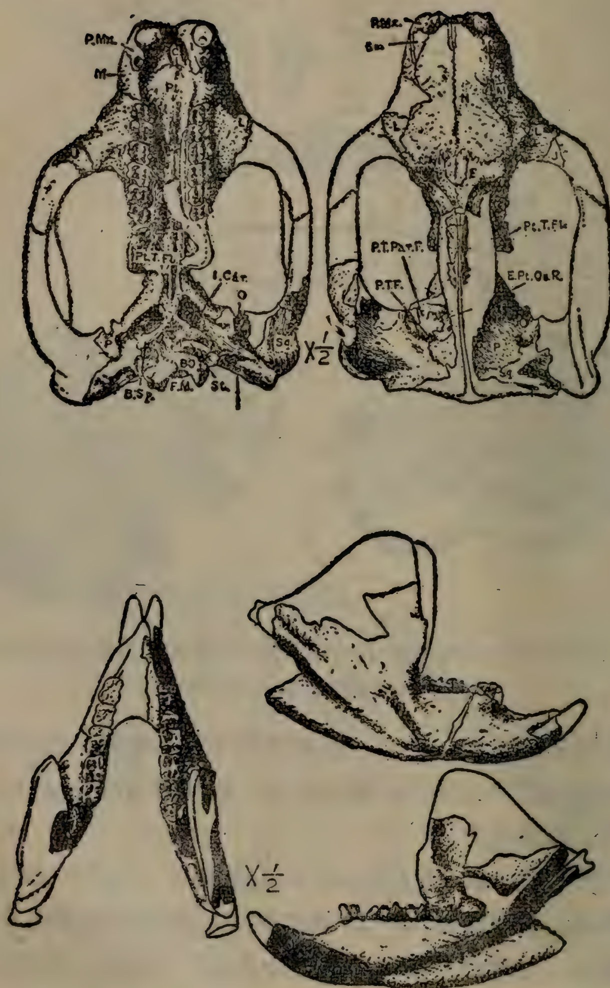


圖 12—35. *Bienotherium yunnanense* Young（云南卞氏獸）

左上—头骨下視；右上—头骨上視（右）

下圖为下頜的上視、外側視及內側視

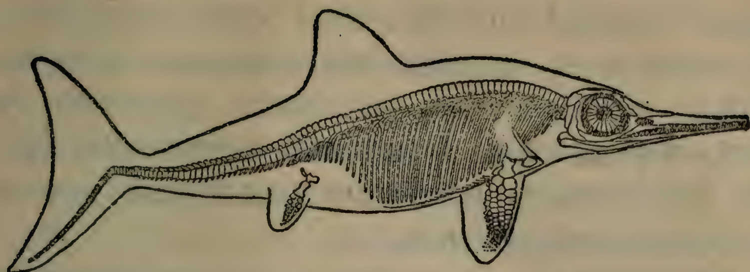


圖 12—36. *Ichthyosaurus*（魚龍）侏罗紀

用。產于上侏罗紀和白堊紀地層中。

爬行动物的起源、演化及地質时代上的分布 根据头骨的構造，証明最古老的爬行动物起源于兩棲动物的堅头类，这是毫无疑問的。在石炭紀二叠紀交替时期，地壳上發生了很大的地質变化，陸地增加，气候逐漸乾燥，有了适宜于爬行动物發展的条件，因此爬行动物逐漸發展。到了中生代初期，兩棲动物已完全被排斥到次要的地位。整个中生代是爬行动物的全盛时期，因此称之为爬行动物时代。三叠紀时以下等的陸生爬行动物为主，种类繁多。侏罗紀时水生的代表逐漸增加，如魚龍类，龟类及其他相似的种类，頗为發达。侏罗紀末期及白堊紀时除陸生、水生之外，又有侵入到空中的翼龍出現，但是仍以陸生者为主；它們的体形庞大，种类繁多，極一时之盛。到白堊紀末期爬行动物大部消滅死亡。新生代及現代爬行动物只剩下鱷魚类、龟类、蛇类及蜥蜴类几个亞綱。



圖 12—37.飛龍*Rhamhorhynchus* sp.約1/4侏罗紀

第五綱 鳥 綱（Aves）

鳥类的主要特点 腦比爬行动物發达，因此具有較高度的心理

活动和完善的本能以及易于适应的習性；心臟分兩个心耳和兩个心室，动脉弧只有一个，位于右方。为第一类溫血动物，具有較高而不变的体溫。由于适应飛行生活，身体呈流綫型，有輕便的四肢，前肢变成翼，体被輕暖的羽毛。为了減輕体重，某些部分的骨骼具較大的骨腔，骨腔內充滿空气；从肺分出許多貫穿全身的气囊，这对于飛行时的呼吸和动作起着主要的作用。

鳥类的骨骼特征 一方面是很輕，另一方面骨骼本身和骨与骨之間的关節很坚固。骨骼輕是由于具有較大的骨腔，而腔內充滿空气的原故。



圖 12—38．鳥类的骨骼構造
（鴿的骨架）
1—頸椎；2—胸椎；3—尾椎；4—尾綜骨；5—肋骨的背部及鈎狀突；6—肋骨的腹部；7—胸骨；8—龍骨；9—肩胛骨；10—鳥喙骨；11—鎖骨；12—肱骨；13—橈骨；14—尺骨；15—腕掌骨；16—第一指骨；17—第二指骨；18—第三指骨；19—髂骨；20—坐骨；21—恥骨 22—股骨；23—脛骨；24—跗蹠骨；25—第一趾骨；26—第四趾骨

鳥的脊椎只分四部分：頸椎、胸椎、荐椎、和尾椎，因为成年的鳥腰椎包括在荐椎之內。荐椎的特点是十分灵活，因而关節面形成特殊的形狀，使整个荐椎呈鞍狀，为異凹型脊椎。游离的肋骨与椎体及橫突癒合圍成一对脊椎管。頸椎数目較多，大約为9—25个。胸椎与頸椎相反，数目較少，彼此癒合，且常与荐椎癒合；胸椎各有一对肋骨。肋骨伸至胸骨，并与后者作可动性的連接。胸骨往往很大，呈寬大的板狀。所有兩翼發育的鳥类胸骨中央都具有縱向突起的龍骨。在胚胎时期只有兩个荐椎，以后与其前面的腰椎和最末一節胸椎癒合，因此形成鳥类所特有的癒合荐椎；荐椎借骨盤的力量來支持后肢（圖12—38）。

头骨的構造与爬行动物相近，与其不同的地方在于鳥类的头骨很輕，顱骨

很大，顱骨的終端为喙，兩側有很大的眼眶。枕骨大孔位于头骨的底部，而不在头骨的后壁与爬行动物相同的地方，在于鳥的头骨也只具有一个枕髁。

鳥类的肩帶非常适于飛行，由肩胛骨，鳥喙骨和鎖骨構成。肩胛骨呈長形，位于胸廓的上部并与鳥喙骨癒合；鳥喙骨強而有力，一端支持肱骨，另一端支撑胸骨，与胸骨作可动性的連接，兩根鎖骨相遠即成一根叉骨，叉骨为鳥类所特有。

前肢骨發生特殊的变形，并且一部退化，因而形成双翼。肱骨多短而粗；尺骨，橈骨很長，尺骨很短且坚固；共有四个腕骨，其中兩个与掌骨混合为一。前肢一指及五指消失，僅具三指。

鳥类的腰帶由于适应于坚固的支持后肢及產卵，兩塊无名骨（每塊无名骨由坐骨恥骨，髂骨癒合而成），不相連接而在腹部大大地分开，形成开放式的骨盤。髂骨大，一般都与荐骨癒合，使骨盤十分坚固；恥骨向后伸長。

后肢分股、脛及足三部，股骨短而粗，脛骨長，腓骨退化或消失，足僅具四指，第五指消失，三指向前，一指向后。

除魚綱之外，鳥綱是脊椎动物中包括种数最多的一类，可以分为兩个亞綱：蜥尾亞綱（Saururae）和扇尾亞綱（Ornithurae）。

屬于蜥尾亞綱的僅为兩个相近似的化石代表：*Archaeopteryx*（始祖鳥）和*Archaeornis*（古鳥），都發現于德國的上侏罗系。它們大小如雞，与兩足行走的恐龍很相似，如不是和羽翼同时發現，几乎会被認为是爬行动物。*Archaeopteryx*与*Archaeornis*已經都是眞正的鳥，被有羽毛，头骨已向鳥的方向發展，前肢已經变为翼，但是又有許多特点与爬行动物相近，例如：枕孔及枕髁仍然生在头骨的后壁；頜骨上有錐形齒；头骨沒有骨腔，不充气；脊椎骨很簡單；尾巴很長。前肢可有三个分开的指，指端有爪。这些特征都是鳥类由爬行动物演化而來的証据，应当是从爬行綱中的初龍类演化而來的（圖12—39，12—40）。

扇尾亞綱包括所有現代鳥类以及第三紀和白堊紀的化石鳥类。它們最主要的特征是：胸骨很大，中央具有龍骨，前肢上已經沒有分开的指，尾縮短，具有扇形尾羽，牙齒大多消失。



圖 12—39. *Archaeopteryx siemensi* Dames（始祖鳥）上侏罗紀，德國

扇尾亞綱可分二十三个目，其中化石代表很少，最早的化石發現于北美的白堊系，都是海鳥。例如 *Ichthyornis*（魚鳥）除有牙齒外其他性質均与現代鳥相似，可以說是侏罗紀的原始鳥与現代鳥之間的类型。*Hesperornis*（黃昏鳥）适于水中生活，后腿很強，羽翼几乎消失，胸骨无龍骨，前頜骨上的牙齒已經消失（圖12—41）。



圖 12—40. *Archaeornis* sp.（原鳥）上侏罗紀，德國

新生代的鳥牙齒完全消失，下頜骨前端合而为一。这种无牙的鳥在上白堊紀地層中已有零星發現，到新生代才有比較丰富的記錄。例如北美下始新世的*Diatryma*（不飛鳥），身高 2 米；新西蘭更新世的*Dinornis*（恐鳥）身高 3 米（圖12—41）。



圖 12—41. 白堊紀及第三紀的几种化石鳥类

1-*Ichthyornis*（魚鳥）白堊紀，北美；2-*Hesperornis*（黃昏鳥）白堊紀，北美；
3-*Diatryma*（不飛鳥）始新世，北美；4-*Dinornis*（恐鳥）更新世，新西蘭

第六綱　哺乳綱（Mammalia）

一般特征　哺乳动物是脊椎动物中最高等的一綱，一切器官系統都有高度的分化。腦高度分化，非常發达，听覚及嗅覚器官構造复雜并且非常灵敏，为哺乳动物捕食、避敌和生殖生活的指導器官。

哺乳动物的牙齒因分工而分化，可分为門齒、犬齒和頰齒，頰齒又可分为前臼齒和后臼齒。牙齒的形狀及構造变化較多，演化复雜，同时組織堅固易于保存成为化石，对于進行分类及鑑定种屬具有重要意义。

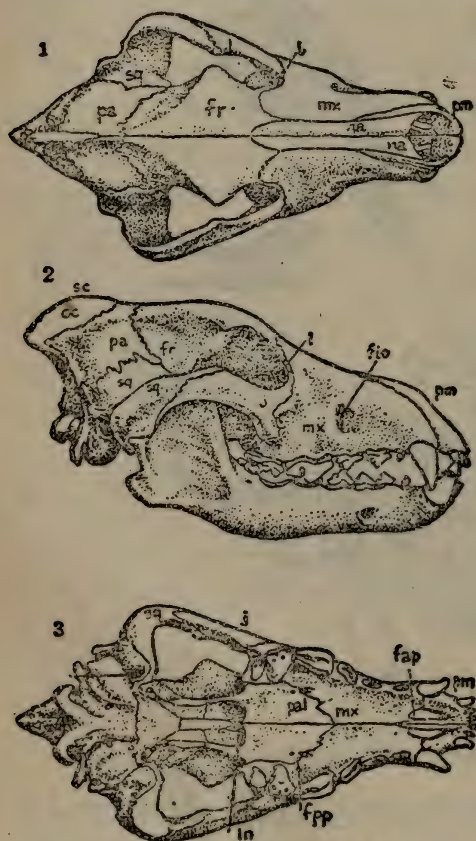


圖 12—42. 更新世狼的头骨
1—背面；2—側面；3—腭面

具有溫血性是哺乳动物的另一重要特征。由于心臟分为二心耳及二心室，僅保存左动脉弧，以及肺部構造的完善化，加強了气体交換及体溫調節，使哺乳动物体內經常保持着高溫。体外被有毛衣，也具有調節体溫的作用。

除最低等者外，所有的哺乳动物皆为胎生，生產以后均以母体的乳汁哺养幼子，因而大大提高了子代的活成率，加強了种族的繁殖。

哺乳动物的骨骼骨化程

度極高，成年后很少有軟骨存在。头骨的特点在于骨片的塊数較其他脊椎动物减少，枕骨合成一塊，枕孔側下方具兩个枕髁，二者皆位于头骨后下方。鱗骨下面具有哺乳动物所特有的鼓骨，形成外听道的骨質鞘及中耳的外壁。下頜骨每边只由一片齒骨構成，成年时甚至連成一整塊。头骨上有許多孔，大別为兩类，一类供头神經由腦壳通出之用；另一种为血管及各种導管通出的孔道（圖12—42）。

脊椎分五部分：頸椎，胸椎，腰椎，荐椎与尾椎，均具平坦的关節面，因而是无凹型脊椎。頸椎有定数，一般都是七个，与鳥类一样，以具有脊椎管为特征。胸椎均連接肋骨，肋骨背部为硬骨，腹部为軟骨，前面若干对与胸骨相連为眞肋；后面若干对不連胸骨为假肋，腰椎上沒有肋骨。大多数哺乳动物荐椎都是四節，結合在一起，前兩節各具一对橫突，以与骨盤相連，尾椎数目变化最大。

肩帶由肩胛骨与鎖骨構成。肩胛骨呈三角形，中央具有高起的縱稜，其末端形成角峯突。鎖骨一端以軟骨与肩胛骨相連，另一端附着于胸骨柄。有些哺乳动物，特別是善于跳躍的代表鎖骨消失。

骨盤由一对无名骨構成，胚胎發生的情况証明，每塊无名骨由髂骨，坐骨与恥骨結合而成。兩塊无名骨在腹側連接，被一对閉孔穿通（圖12—43）。

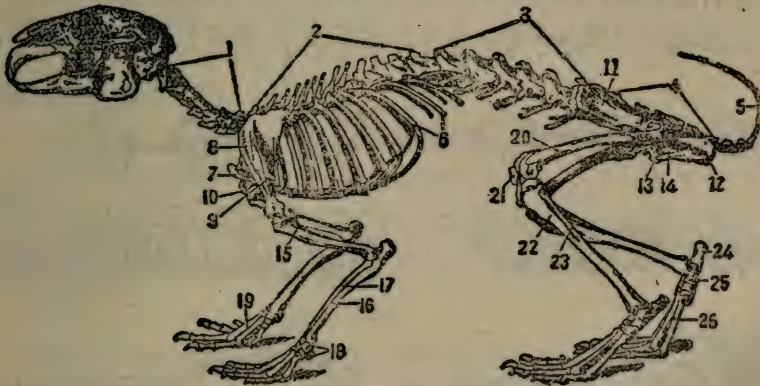


圖12—43。脊椎动物的骨骼構造（兎的骨骼）

1-頸椎；2—胸椎；3-腰椎；4-荐椎；5-尾椎；6-肋骨；7-胸骨柄；8-肩胛骨；9-肩峯突；10-肩胛骨上的鳥喙突；11-无名骨中的髂骨；12-无名骨中的坐骨；13-无名骨中的恥骨；14-閉孔；15-肱骨；16-尺骨；17-橈骨；18-腕骨；19-掌骨；20-股骨；21-膝盖骨；22-脛骨；23-腓骨；24-踵骨；25-距骨；26-蹠骨

哺乳动物的四肢骨为骨骼中变化較多的部分，基本上是五指型的附肢。后肢跗骨近端部分僅有較大的距骨、踵骨各一塊，膝关節中有圓形的膝盖骨。由于生活方式的差異，适应于各种不同性質的运动，例如跑行、跳躍、飛翔、游泳等，各种哺乳动物的肢骨發生了極大的变化，主要表現于某些骨片的相对消長以及趾（指）数的減少。例如奇蹄类中趾（指）最發达，其他各趾（指）常逐漸退化；偶蹄类第三、四趾（指）最發达，其他各趾（指）常退化（圖12—54）。又如鯨魚、海豹等适应于水中生活，前肢变为鰭足；蝙蝠适应于飛翔，前肢变成翼手。此外，由于生活習性的不同，哺乳动物的趾（指）末端常生不同的外骨骼，例如貓、狗等食肉类趾端生爪；駝，馬等食草类因善走而有蹄。总之，肢骨的各种变化在分类和化石鑑定上，具有重大意义。

哺乳动物的牙齒全部为槽齒，除因分工而分化外，又由于各类食性不同而產生結構及形狀差異，这些差異特别明顯地表現于各类哺乳动物的臼齒。中生代原始哺乳动物的臼齒三尖型或多瘤型。高等哺乳动物各种类型的臼齒，最初可能由三尖型齒演化而來，食肉类臼齒切尖型，食草类臼齒月牙型、脊牙型或多脊型。雜食类則为低丘牙型，齒

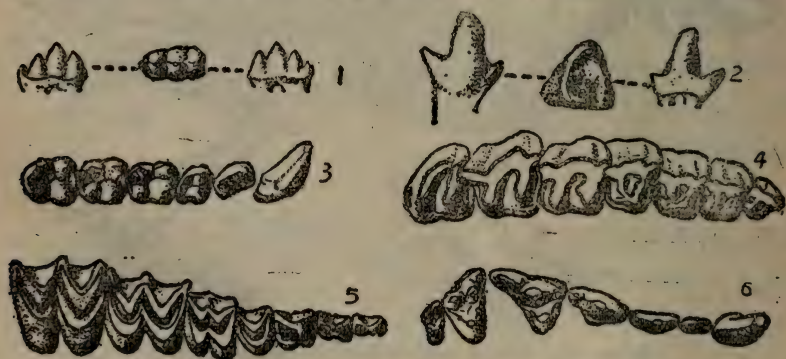


圖 12—44. 哺乳动物各种类型的臼齒

1,2—中生代哺乳动物的三尖型臼齒；3 —雜食类的低尖型臼齒；4,5—食草类的脊牙型与月牙型臼齒；5 —食肉类的切尖型臼齒

面近方形具有低丘狀尖，基本上四个尖（圖12—44）。

哺乳动物的祖先，以一切資料看來，应該是二叠紀的爬行动物獸齒类（Theriodontia）。这类动物一方面具有一系列的原始性，例如双凹型的脊椎，能动的頸肋与腰肋以及較小的腦腔等。另一方面有些重要的特点与哺乳动物相似，例如齒着生于單独的齒槽，且已分化为門齒、犬齒及臼齒，枕髁分为兩部分或三部分。下頜中齒骨特别發达，其他骨片均縮小。肩胛骨上有肩峯突，骨盤下具閉孔等。这类动物中最著名的代表有發現于苏联上二叠紀地層中的*Permocynodon*（二叠獸）；南非洲二叠紀地層中的*Cynognathus*（犬頜獸）以及發現于我們云南上三叠系的*Bienstherium*（卞氏獸）等。

分类　現代哺乳动物分为三类：

原獸亞綱（Prototheria）　僅包括單孔目，为卵生哺乳的低等哺乳动物；其排泄，生殖共用一个孔，例如鴨咀獸及針鼹，其地史分布自更新世至現代，僅在澳洲發現过化石。

后獸亞綱（Metatheria）　僅包括有袋目。胎生哺乳，但是沒有胎盤，因而初生的幼仔幷未發育完全，要由母獸携帶在袋內撫育；發育完全后，始能独立生活。地史分布自白堊紀至現代，化石不多，主要發現于南美及澳洲。

新獸亞綱（Eutheria）　包括所有其他哺乳动物，胎生，哺乳且具有胎盤，又名有胎盤亞綱。現代的新獸类划分十七目，此外还包括十个已滅絕的目，其地史分布自白堊紀末至現代；新生代許多重要化石均屬本亞綱，將重点的分述于后。又有人將后獸亞綱与新獸亞綱合称为眞獸类（Theria）与原獸类幷列。

最早的哺乳动物化石發現于侏罗紀地層。根据化石資料，侏罗紀的哺乳动物可分四目：

三齒目（Triconodonta）　体形大小如貓，可能为肉食动物。臼齒具三尖，排成一行，中央的尖較高（圖12—44.1）。生存于中、上侏罗紀，至該紀末即行絕跡。

对齒目（Symmetrodonta） 僅出現于侏罗紀后期，也可能是食肉的动物。臼齒三尖，但排列成等边三角形，着生于頜骨时，上臼齒的三角形底边向外，下臼齒的三角形底边向內（圖12—45）。

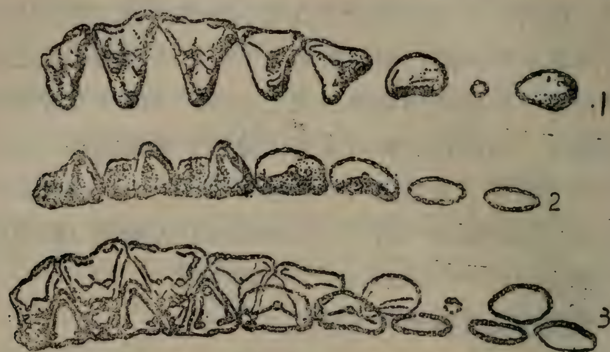


圖 12—45. 对齒类的臼齒

1—右上齒；2—左下齒；3—口閉时二者合併的情形（据葛雷高）

古獸目（Pantotheria） 僅出現于侏罗紀中，后期，臼齒的三个尖排列成不对称的三角形，并且具有后跟的構造（圖12—46．5—6）。

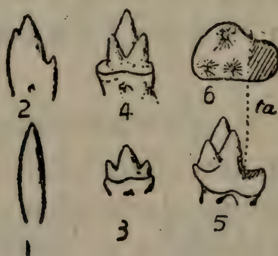


圖 12—46. 哺乳綱三尖型齒的發育

1—爬行动物的單錐狀齒；2—3三齒目的三尖型臼齒；4—对齒目的三尖型臼齒；5—6古獸目帶跟的三尖型臼齒Ta：跟（据Swinnerton）

以上三目的臼齒均屬三尖齒型，前二目都在侏罗紀末滅絕，沒有繼續演化。根据現有資料的研究，古獸目可能是其他高等哺乳动物的

祖先，由它演化出兩支：后獸类及新獸类（圖12—48）。

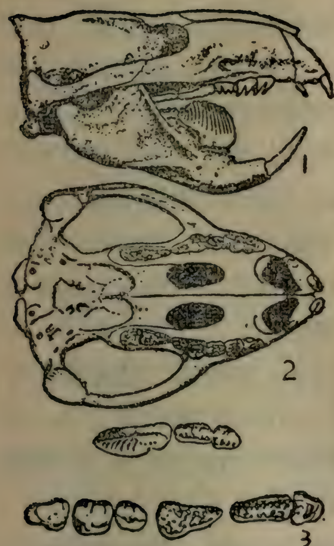


圖 12—47. 多瘤齒目的头骨及牙齒

1－*Ptilodus*（梯陸獸）头骨的側面观；2－同 1、腭面观；3 同 1．上下臼齒的齒面（据Simpson）



圖 12—48. 各类哺乳动物的地史分布及演化关系圖

多瘤齒目（Multituberculata）这是中生代哺乳动物中特殊的一类，可能是最原始的以植物为食的哺乳动物。头骨和牙齒均因适应食性而特化，臼齒具許多低尖，排成多列。多瘤齒类的歷史較長，自侏罗紀后期延至新生代的始新世，当时顯然是遭受新兴的新獸类的排挤而滅亡（圖12—47）。

以上四目皆为滅絕的哺乳动物，其切确分类位置不易肯定；但根据化石資料，研究其骨骼構造，証明已較原獸类高等，应屬眞獸类。前已提到，其中的古獸类可能为其他高等哺乳动物的祖先（圖12—

48)。

新獸亞綱所包括的高等哺乳动物种类繁多，我們只能重点地述及下列各目。

食肉目（Carnivora）多数陸生，以其他动物或死屍为食，極少数雜食；牙齒分化顯著、門齒小而不發达，犬齒尖利，前臼及臼齒中有一对裂齒（圖12—49）；臼齒切尖型，主要为三个銳利的尖。食肉目的鎖骨退化，肢骨为典型的五指（趾）附肢。前肢五指，后肢五趾或四趾。指(趾)尖端生爪，有的爪可伸出或卷縮。食肉目自白堊紀时开始發展，其中一部分僅存于老第三紀，为古食肉类(Creodontia)，至新第三紀为新食肉类（Fissipedia)所代替。另一支發展到水中生活，前肢变为鰭足，故名鰭足类(Pinnipedia)，如海豹、海狗等，均由古食肉类演化而來。



圖 12—49. 食肉类的裂齒
1－犬的上裂齒； 2－獅的上裂齒

古食肉类繁殖于第三紀早期，腦量較小，裂齒常不發育。有裂齒者，上下均由臼齒形成。听球很少骨化，趾行或半掌行。根据化石資料的研究，証明为現代食肉类和鰭足类的祖先。我國內蒙北部發現古食类化石多种，均屬老第三紀。例如漸新世的*Ardynictis*（阿尔丁獸）及*Hyaenodon*（鬣齒獸）等。

新食肉类發生于漸新世，至新第三紀大为繁殖，上新世时达于極盛。腦較發育，裂齒由上第四前臼齒与下第一臼齒形成。犬齒大而尖銳，臼齒常減少。听球骨化，趾行或掌行，爪很發达。头骨可分短圓及窄長兩种类型，前者如貓，后者如犬。

屬新食肉类的如*Machairodus*（劍齒虎）（圖12—50）头骨短圓似貓；上犬齒特別發育，長达6—9厘米，下犬齒相当退化；下頜上

突起常縮小； 口可張大至 90°。 我國的 *Machairodus nihowanensis*（泥河灣劍齒虎）產于山西及河北上新統（圖12—51）。

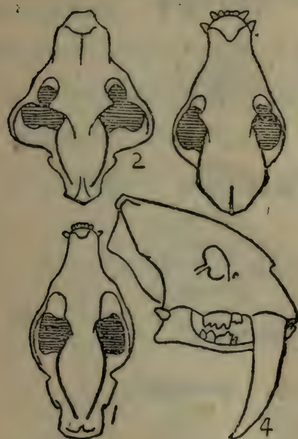


圖 12—50. 食肉目的头骨类型
1-古食肉类；2-獅；3—犬；4-劍齒虎；
（据Swinnerton）



圖 12—51. *Machairodus* sp.
上犬齒 上新統，華北

鯨目（Catacea）鯨魚的化石最早出現于中始新世， 自漸新世开始繁盛。它們由古食肉类演化而來， 因为适应海洋生活， 身体像魚，但横切面为圓形，頸椎縮短，頸部不明顯。前肢保持五肢附肢的構造；但指骨多合併，外形似槳，后肢退化。具有背鰭和尾鰭，鰭中沒有硬骨。头骨狹長，嘴尖，鼻骨、前頜骨及上頜骨均向上移，蓋于

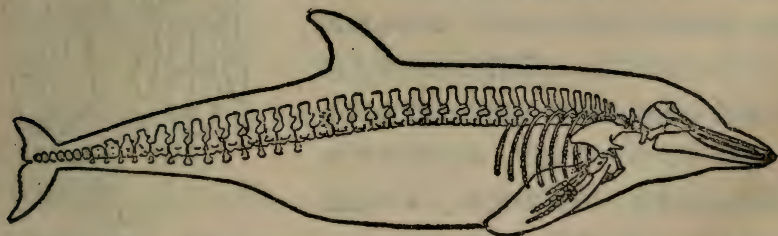


圖 12—52. 鯨目的骨骼構造，*Kentriodon* sp.（新海豚）中新世，原長約2米
（据Romer）



圖 12—53. 鯨目的头骨*Prozeuglodon* sp.（原械齒鯨）始新世（据Romer）

头頂，鼻孔也位于头頂。牙齒簡單，呈錐形，常缺乏或消失（圖12—52，12—53）。

奇蹄目（Perissodactyla）最早的奇蹄类出現于始新世，是第三紀哺乳动物中相当繁育的一支。奇蹄类最主要的特点表現于肢骨的变化；其四肢逐漸变長，尺骨、腓骨常退化，第三指（趾）最發育，其他各指(趾)常退化或消失。肢的軸綫通过第三指(趾)(圖12—54.1)。牙齒的構造也是区别奇蹄类和其他哺乳动物的主要依据。原始奇蹄类臼齒低尖型，一般为六个尖，以后發展为脊牙型齒。如馬的齒面常具近W—形齒脊，或更为复雜；犀的齒面多为近刀——字形齒脊。奇蹄类与其他有蹄类一样，沒有鎖骨。

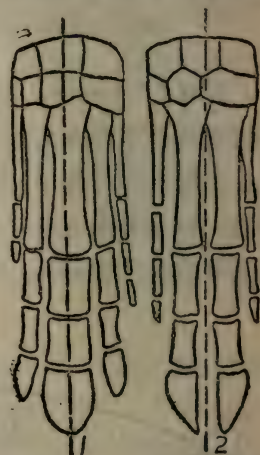


圖 12—54. 奇蹄目及偶蹄目的后肢
1-奇蹄目，肢軸通过第3趾；2-偶蹄目，肢軸通过3.4趾間，（据Swinnerton）

奇蹄类的化石資料丰富，特别是各时代馬的化石，在欧亞及美洲大陸均有連續的記錄，因而对馬的演化过程了解得最为詳尽。俄國卓越的進化論古生物学家，甫、奥、科瓦列夫斯基的研究工作指出：馬的最古老的祖先下始新世开始出現，因为从森林生活轉向草原及高原，由于适应在坚硬的土地上急走，以及以粗硬的草原植物为食，引起了身体結構的一系列变化。这些变化主要表現于：1.形体变大；2.指（趾）数减少；3.臼齒由低冠变为高冠，齒面加大，齒面構造复雜化。

自下始新世的 *Eohippus*（始馬）至現代的 *Equus*（馬）的趾（指）数及臼齒变化情况如下（圖12—55）。

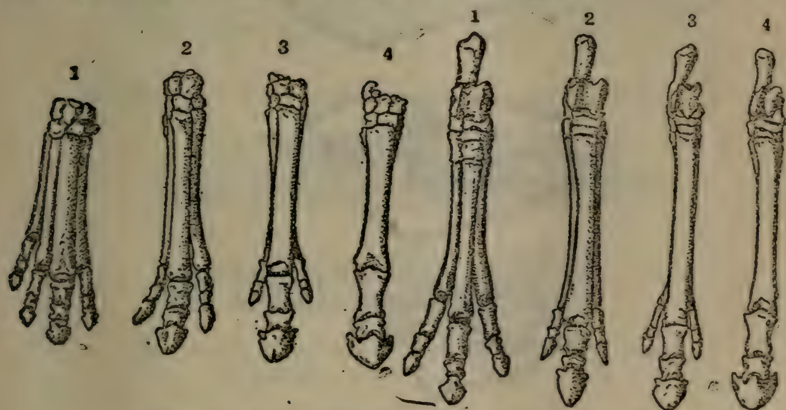


圖 12—55. 馬的肢骨演化 左1—4为前肢；右1—4为后肢

1-*Eohippus*（始馬）；2-*Miohippus*（中馬）；3-*Merychippus*（買內馬）；4-*Equus*（馬）（据Romer）

始新世的*Eohippus*（始馬） 前肢四指，后肢三指，臼齒低尖型，六个尖，低冠。

漸新世至中新世的*Miohippus*（中馬）前肢三指尚有第五指的遺跡，后肢三指，臼齒脊牙型，低冠。

中新世晚期的*Merychippus*（買內馬）前后肢均为三指（趾），

二及四指極弱，臼齒脊牙型，高冠，齒面加大。

現代的*Equus*（馬） 前后肢均僅保留中指，臼齒高冠，齒面加大，复雜的脊牙型。

最古老的始馬身体大小如狐，始新世后歷代代表的体形不断增大，而發展到現代馬的大小。其头部增長的比例，見圖12—56。

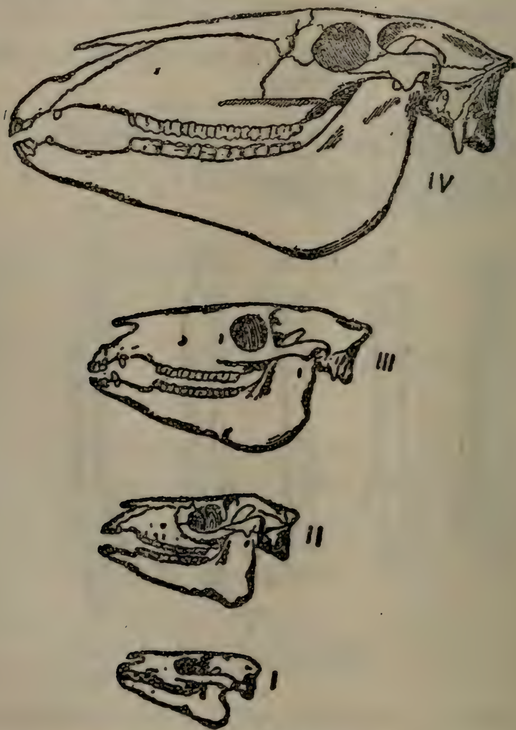


圖 12—56．馬的头骨大小变化

I-*Eohippus*；II-*Mesohippus*（漸一中新世）；
III-*Protohippus*（中一上新世）；IV-*Equus*（更新世一現代）

我國內蒙一帶，山东蒙陰及山西垣曲等地均產多数小型奇蹄类化石。云南老第三紀地層中產古奇蹄类化石，如原巨雷獸（*Protitano-therium*）等。

此外如華北上新統紅土中的 *Hipparion*（三趾馬）， 体形略大于驢，前后肢均三趾，僅僅中趾着地，臼齒高冠，齒面脊紋复雜，代表馬的演化的一定階段（圖12—57）。上新世至下更新世的 *Equus sanmeniensis*（三門馬）發現于河南、河北、山西等地，与現在馬近似（圖12—58）。奇蹄类現在僅存馬、犀及貘等三类，远不及第三紀繁盛。我國產犀类的化石也很多；例如甘肅漸新統上部的*Baluchitherium*（俾路支獸）（圖12—59）川、云、桂等省第四紀洞穴沉積中的 *Rhinoceras sinensis*（中國犀）以及周口店上上新統至下更新統的 *R. mercki*（梅氏犀）等（圖12—60）。

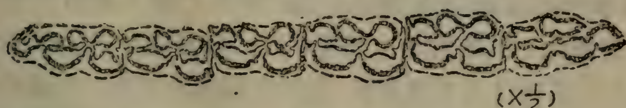


圖 12—57. *Hipparion richthofeni* Koken 上新統，華北，×1/2

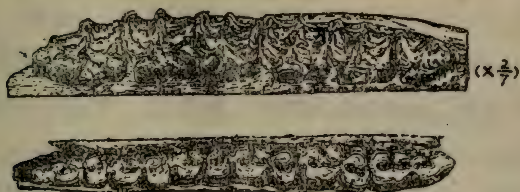


圖 12—58. *Equus sanmeniensis* Teilhard & Piveteau. 上上新統——下更新統，華北，×2/7

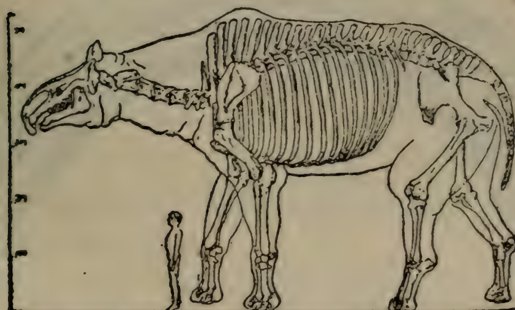


圖 12—59. *Baluchitherium grangeri* Osborn 甘肅，（据Gregory）



圖 12—60. *Rhinoceras* cf. *mercki* Jäger
梅氏犀的牙齒，更新統，周口店

偶蹄目（Artiodactyla）偶蹄目的突出特征为肢骨的第三，四趾（指）最發达，二者發育均等，二、五趾（指）發育均等；但大趾（指）常退化，故通常为二趾或四趾。肢軸通过三、四趾之間（圖12—52.2）。偶蹄目也不具鎖骨。由于專以植物为食，臼齒成月牙型，齒面很大，脊紋新月狀。少数偶蹄类，如猪，为雜食动物，臼齒低尖狀。偶蹄目最早出現于始新世，現代最为繁盛，例如，牛、羊、駱駝、鹿、猪、河馬等。

我國偶蹄目化石有野猪、斑鹿、腫骨鹿、羚羊、水牛等。例如華北、东北及長江上游均產之。更新統的 *Sus lydekkeri*（李氏野猪）体大，足具四趾，3、4 趾最強。臼齒低冠，具許多低尖。下犬齒極

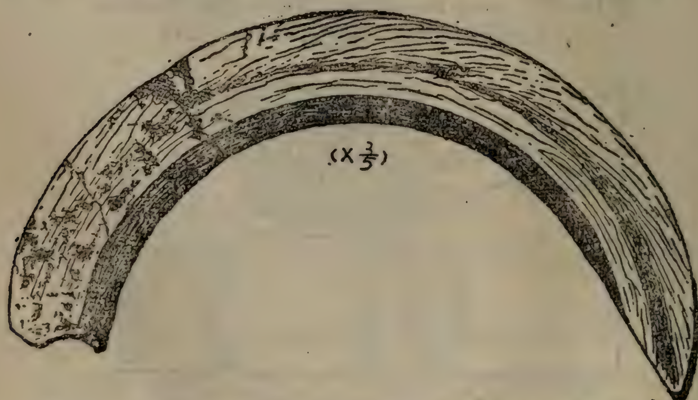


圖 12—61. *Sus lydekkeri* Zdansky 李氏野猪的下犬齒，更新世

大，弯曲，凹边三稜刀狀（圖12—61）。

更新世的*Sinomegaceros*（腫骨鹿）在周口店中國猿人產地中發現最多，以下頜骨腫厚为主要特征（圖12—62）。

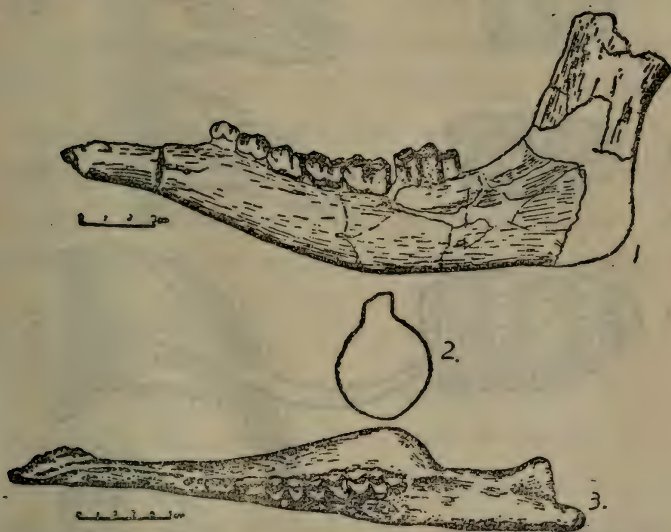


圖 12—62. *Euryceros pachyosteus* Young腫骨鹿的下頜骨
1－側視；2－橫切面；3－頂視 更新世，北京周口店，×1/4

長鼻目（Proboscidea） 現代長鼻目是身体笨大、生有長鼻的哺乳动物。它們主要以植物的枝、叶为食。四肢粗大如柱，均具五趾，趾上有小蹄，脚底有厚墊。上門齒变成長而伸出口外的象牙。臼齒很長，高冠。古代象齒面具多排低尖，近代象的齒面变成多排平行的脊（圖12—63）。最早的象出現于始新世，其歷代化石記錄完备，演化順序明确。俄國進化論古生物学家甫·奥·科瓦列夫斯基在研究象的演化方面，具有卓越的貢献。

象的演化主要表現于下列三个方面：1.身体由小变大，最古的象身体大小如猪，逐漸增大到現代象的大小；2.臼齒由低尖型变为多脊型，由低冠变为高冠，上門齒由小变大；3.頜骨的变化。下圖表示歷

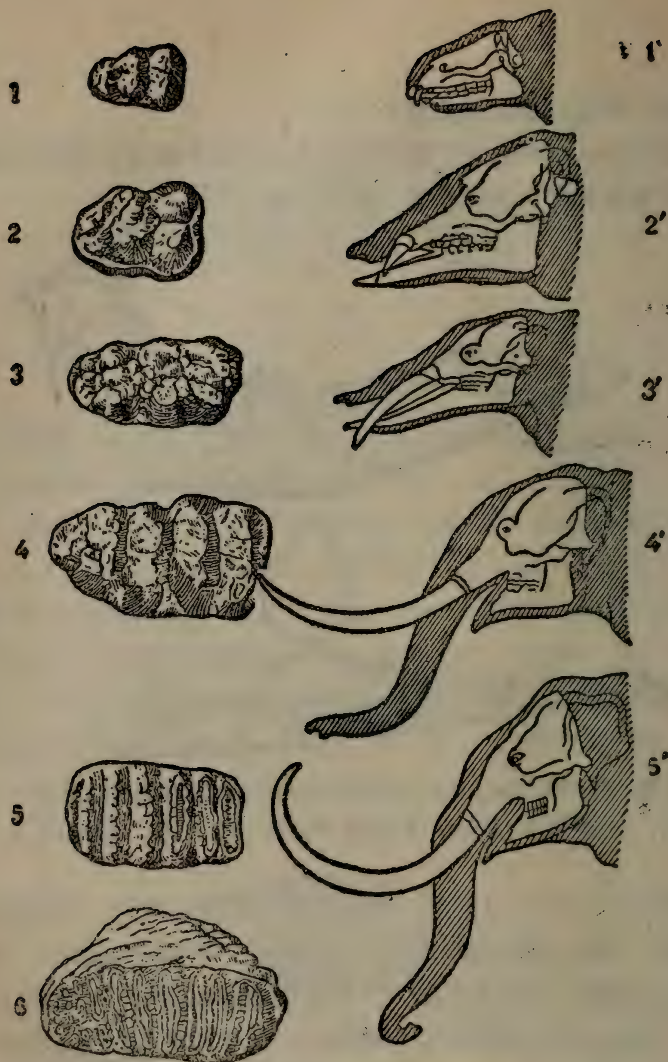


圖 12—63.

1.1′ *Maeritherium*（始祖象）身体大小如猪，臼齒兩行尖，上下各一对門牙，上門齒稍長，頜骨短。始新世；2.2′ *Palaeomastodon*（古柱齒象）体稍大，臼齒三行尖，上下各一对門齒，上門齒稍長，下頜伸長。上始新世—漸新世；3.3′ *trilophodon*（三稜象）体增大，臼齒三行低尖，上下各一对門齒，上門齒加長，下頜加長，上頜縮短。中新世。4.4′ *Mastodon*（柱齒象）体增大，臼齒四行低尖，上門齒伸長，下門齒消失，下頜縮短，中新世—上新世；5.5′ *Stegodon*（劍齒象）体大近乎現代象，臼齒 6—12行脊，門齒伸長，下頜更短。上新世—更新世；6.6′ *Elephas*(現代象)的臼齒，10—27行脊。上新世—現代

代象的演化过程:

我國的長鼻类化石，有第四紀的*Stegodon*(劍齒象)，*Paleoloxodon*(古稜象)以及新第三紀的乳齒象(*Mastodon*)等。

灵長目(Primates)是哺乳动物中最高等的一类。它們最初均營森林生活，攀援到樹上居住，需要高度警惕性和矯捷、灵敏的感覚与行动机能，因而腦高度發达，身体和四肢灵便，四肢可向各个方向运动。听覚灵敏，兩眼大而漸轉向前視，使視綫集中而銳敏。灵長目骨骼癒合的現象普遍，上頜骨連成一塊，眼眶后有桥骨。四肢均为五指(趾)，大指可与其他各指相对，指(趾)末端生有指甲。最早的灵長类是雜食者，这种食性一直保存至今，因而牙齒不很特化，臼齒为丘牙型。

灵長目可分三个亞目:

(1)眼鏡猴亞目(Tarsioidea)古新世—現代;

(2)狐鏡猴亞目(Lemuroidea)始新世—現代;

(3)人猿亞目(Anthropoidea)中新世—現代。

前兩亞目身体很小，四足行走，善于跳躍及攀援的森林动物。第一目分布于欧、亞、美各洲，多生活于热帶森林。第二目主要繁殖于东印度一帶。

人猿亞目包括猿猴及人，又是灵長目中的最高等者，体形一般較大。在人猿亞目中，由古老的始祖猿(*Propliopithecus*)于第三紀中新世初期演化出类人猿类，类人猿类在中新世后期發展初櫟猿—西梵猿类，以后又从它們發展成为最高等的灵長类—猩猿(猩猩)、黑猿(黑猩猩)及人类。人类的出現是第四紀的歷史特征。

关于人类起源的解釋，18世紀以前盛行着"神創論"的思想，18世紀后半叶和19世紀早期曾有許多学者提出过人类由类人猿起源的見解。但自达尔文的著作"人类起源与性的选擇"(1871)一書出版，才为这一正确的見解奠定了科学的基礎。

达尔文虽然駁斥了"人类由神創"說法，粉碎了人类起源問題与

宗教的成見的联系，但对于从猿躍变到人的原因，未能确实地回答。恩格斯在他1874年所發表的著名論文“劳动在从猿到人过程中的作用”一文中光輝地解答了这个問題。

恩格斯指出：人类的祖先——类人猿由樹居轉到平地上居住，獲得了在地上身体逐漸直立用兩足行走的能力，使前肢离地；从司行动的功用中解放了出來，是从猿轉变到人的決定性因素。手獲得解放后，变成了从事劳动的工具，在劳动中逐漸獲得灵巧性和技藝，随着手的解放和他們劳动技能的提高，人的直立行动能力也不断發展改善，这就影响着身体上一切器官構造和位置的改善，特别是腦的高度發育。腦的發育反过來又促進了手的能力和直立行走能力的提高。

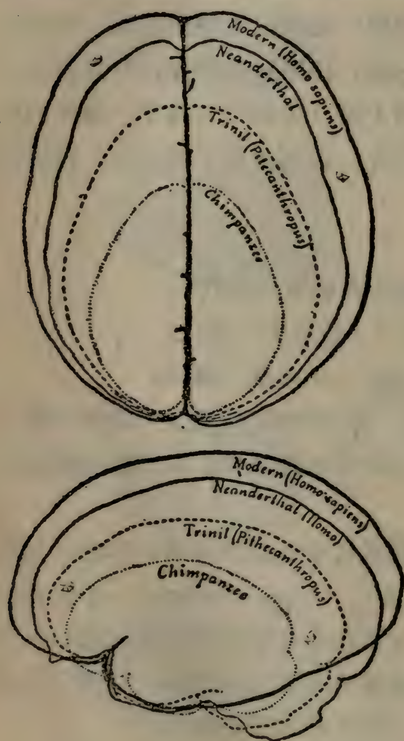


圖 12—64．黑猩猩及各种化石人类腦量对比

Chimpanzee (黑猩猩) Neanderthal (Homo) 尼安德特人 *Pithecanthropus* (爪哇猿人) *Homo sapiens* (現代人) (据Schuchert 及 Dunbar, 从 Osborn)

原始人类由于不断的劳动而在劳动中懂得了共同合作的好处，因而產生了人类的社会性。在原始社会性劳动的条件下，言語成了生活中必需的社交工具，人类因而創造了語言。

恩格斯認为人类進化的因素有三：(1)有能夠从事生產劳动的双手；(2)社会性的發展；(3)有声語言的發生。这都是人类不同于其他动物的特征，也是人类最重要的特征。

古生物学上的人类化石資料

可以証明恩格斯理論的正确性。化石資料說明人类在其發展的过程中，身体的形态及結構系循下列各面变化：（1）腦量不断的增大（圖12—64）；（2）身体直立的程度不断加強（圖12—65）；（3）头骨前額逐漸突出，下頜退后，眉稜漸漸消失（圖12—66）。例如：距今五六十万年前中更新世的爪哇猿人（*Pithecanthropus erectus*）腦量平均890立方厘米，已能直立行走，額平而向后斜，眉稜顯著，頜部突出。發現于爪哇的春尼尔。



圖 12—65. 黑猩猩尼安德特人及現代人的骨架对比
左-黑猩猩，中-尼安德特人，右-現代人

我國人类化石專家裴文中于1929年在北京附近周口店所發現的北京中國猿人（*Sinanthropus pekinensis*），化石資料丰富，包括許多头骨、下頜骨和四肢骨，大致与爪哇猿人同时，特点亦与爪哇猿人相似，惟腦量較大，約1050立方厘米。中國猿人的腦量比爪哇猿人稍大，可能由于性别不同的原故，爪哇猿人化石均为女性，北京猿人則

以男性为多。

在欧、亞、非洲都有發現的尼安德特人(*Homo neanderthalensis*)大概生存于距今75,000—200,000年前，腦量1550立方厘米，身体直立，稍向前弯，額稍突出，眉稜仍顯著。

1864年首次在法國的克魯馬努發現的克魯馬努人化石，为距今20,000年前、第四紀末期的人类，腦量約1500立方厘米，額高而突出，身体直立，眉稜消失，下頷退后，鼻部突出，无疑已屬于眞人(*Homo supiens*)。

此外第四紀更新世后期的眞人化石，在我國也有不少發現，例如在甘肅找到的河套人以及北京周口店的山頂洞人皆是。



圖 12—66. 人类化石头骨对比

1-*Pithecanthropus erectus*直立(爪哇)猿人；2-*Sinanthropus pekinersis*(北京中國猿人)；3-*Homo neanderthalensis*尼安德特人；4-*Homo sapiens*(克魯馬努)(据Romer)

第十三章　古植物学

第一節　概　　說

植物的特点及其与動物的关系

植物，一方面有它們自己的特点，但另一方面又和动物有着密切的关系。就运动上說，一般常見的植物是固着土壤中生長，不能如同大多数动物一样移动其位置的。但也有些低等植物，却可以在水中浮游移动，例如一些單細胞植物(矽藻等)是。即使是高等植物，也可因具有感应性之故，能發生对外界刺激而起的运动，含羞草便是著例。从营养方法上說，絕大部分植物都能从大气中及土壤中吸取簡單的无机物質，在太陽能的作用下，制成复雜的养料以供生活，即所謂自养生活。这和动物之不能自制养料，而必須以植物或別的动物体（亦即間接从植物体）取得已制成的有机化合物作为养料者，顯然有別。但也有一些植物，营腐生生活或寄生生活，即所謂他养生活者。它們和动物一样，以別的有机体中的已制成的有机化合物作为养料，或生于有机物比較丰富的水中，自水中吸取养份，而不能自制养料，如矽藻类中一些体內沒有色素的种，即是其例。

植物和动物，其体軀都是由細胞所組成。在这一特点上的相似，更明顯地說明植物和动物間关系的密切，并把动、植物兩者統一起來。只是植物的細胞，通常具有主要由纖維素構成的堅实的細胞壁，为植物細胞最顯著的特征。不过，即使就这一点上說，也沒有使植物和动物之間划出絕对的界限，因为植物的性細胞是失去明晰可見的細胞壁的。有些低等植物（如少数菌类），在其生活的某些階段中，也

失去明顯的細胞壁。

綜上所述，植物和动物之間，特别是高等植物与高等动物之間，它們的体軀組織、器官構造和活动方式等，固有不同之点。但同时，不論在运动、感应性、营养方法、以至于細胞構造等方面，又都有相似之处。它們之間的区别，嚴格地說，只是相对的。我們并不能把动、植物二者之間划出一条絕然的界綫。这些事实，顯示出植物和动物确有着共同的地方，尤其是愈近低等的植物和动物，其間的区别也就愈小。換句話說，有机体愈近生命的起源，就愈难分辨出它是植物还是动物。由此可見，植物和动物之間是具有十分密切的联系的。有極多的确鑿的事实，証明了植物界和动物界实际上是同出于一个來源的。它們之間的差别，乃是生物發展的結果。

植物在自然界和在若干礦床成因上的作用

植物在地球上分布極其广泛。气候温暖的地方，固然被密茂的植物所占据；在高等植物稀少的沙漠地帶，也有藻类、地衣和細菌生長着。即使是兩極地区以及積雪的高山之上，也不能認为是完全沒有植物生存的。植物不僅生長在大陸上，同时也生長在海洋。无論在淡水中抑或鹹水中，都有丰富的植物在孳生着。在地球歷史中，植物出現很早。在元古界地層中，就已有藻类化石發現。大多数学者認为，最初出現于地球上的生物，乃是植物。由于植物在地球上分布的广泛性，以及在地球上存在的長久时間，它們对自然界所起的作用，是顯然十分重要的。

按其在自然界中的作用來說，植物可分为綠色植物和非綠色植物兩大类。这兩类植物中，以綠色植物所起的作用为最顯著。綠色植物在自然界的作用，可以概括为：

一、对自然界的影响

（1）供給大气中以氧气——一般学者相信，在今天大气中所有的氧，以及岩石風化進行中用去的氧，几乎全部都是由綠色植物在生長

时期通过光合作用，从大气中的CO_2游离出來的，还有一小部分則是由若干种細菌把氮化物变成氨，或把硫酸鹽变成硫化物或硫时所釋出的。这样，植物便間接地帮助了岩石的化学風化作用。此外，氧又是多数生物呼吸所需要的。

（2）分泌酸类及其他东西——从根放出檸檬酸（$H_3C_6H_5O_7$）和碳酸，可以把岩石（特别是碳酸鹽类岩石）的礦物溶解，这样便直接促進了岩石的化学風化作用。植物呼吸时，呼出CO_2；植物死去后，在腐解时，纖維中所含的碳受氧化也可变成CO_2，这气体溶解于水，便造成碳酸，同样可以溶解礦物。此外，許多細菌的活动，可以產生氨、硝酸等，这些分泌物都是腐解岩石的有力因素。

（3）机械的破坏作用——植物生長时，根部的劈裂作用，可使岩石裂开和破碎。这便有助于岩石的物理風化作用。

（4）制造有机物——在植物的生活过程中，从无机物和水制造出大量的有机物。这些有机物就是植物本身、动物和人类需要來作食物的。事实上，綠色植物是世界上有机物唯一的創造者。

（5）產生腐植質腐植土——植物死后，其遺体腐爛如系在飽含水份的环境里進行时，可以生成腐植質及腐植土。

二、在若干礦床成因上的作用

（1）產生泥炭及煤——植物把太陽能積聚在它的体內的有机物中，最后变成人类在工業上所需要的多种燃料礦產；泥炭及煤便是其中一部分。它們是，或者主要是，由于植物死后其遺体經过積聚，变質以及其他过程產生出來的。里面常有纖維、花粉、孢子等，是它們的成因和植物有密切关系的証据。

（2）產生油頁岩和石油——油頁岩中的生油物質，主要是植物的孢子和花粉，以及脂肪質或腊質的海藻等，經过化学分解而成的。依一般学者見解，石油的生成，一部分和油頁岩，亦即和植物也有密切关系，虽然目前苏联学者中有許多主張石油系无机成因者。

（3）產生其他礦產——植物除可造成上述的有机殘留物外，还

可由遺体中的不易腐爛部分直接構成沉積礦床，或者通过它們遺体的腐爛所發生的化学变化，引起礦物的沉淀，因而造成礦床。前者如矽藻土和由藻类所積成的石灰岩；后者則可以一部分沉積鉄礦为例：当植物体腐爛时，夺去鄰近岩石或土壤中礦物的氧，致使这些礦物中的高价氧化鉄变为低价氧化鉄，再而变成碳酸鉄，被含CO_2的水溶解，至适宜环境下，又沉積出來，或者直接成为菱鉄礦，或者是放出CO_2而变成褐鉄礦。

植物分类簡述

地球上所有的植物，依其体軀構造的复雜程度，可以分为兩大类，即低等植物和高等植物。把植物界划分为这样的兩大类，原不是有嚴格的分类学上的区别标准的，只是为了便利而已。

一、低等植物：低等植物和高等植物之間的区别，在于低等植物的軀体構造甚为簡單。最簡單的低等植物，为單細胞的，該植物的一切生命現象皆在这个細胞里面進行。比較复雜的低等植物則由許多細胞連成条狀、片狀或比較复雜的形狀。有时各細胞間也分化为营养細胞和用于繁殖的細胞。但无論如何，所有的低等植物，其体軀尙未有眞正的莖和叶的分化，故一般称为同節植物或叶狀体植物（Thallophyta）。

在低等植物中，依照較新的分类系統，可以分为許多門，包括各种藻类和菌类，以及地衣。因它們化石不多，故不一一列举。

二、高等植物：高等植物体的構造，比低等植物者远較复雜，它們有構造复雜的营养器官，体軀分化为莖和叶，絕大多数都有根。故也称異節植物或莖叶植物（Cormophyta）。

高等植物的分类，依照苏联古沙諾夫（П. И. Курсанов）等1951年的分类系統，計有下列各門：

苔蘚植物門Bryopsida——化石甚少

裸蕨植物門Psilopsida——化石較多

石松植物門Lycopsida——化石頗多

楔叶植物門Sphenopsida——（節蕨植物門Arthrophyta）化石頗多

蕨类植物門Pteropsida ——化石丰富
裸子植物門Gymnospermae——化石丰富
被子植物門Angiospermae ——化石丰富

因为古植物学部分規定的講授时数甚少，篇幅不能过多，本章只簡單介紹低等植物中的一些藻类，以及裸蕨类以上的高等植物各門中的一些常見屬。其余化石不多的門类，均从略。又由于教学大綱所規定，不能依各門、綱、目、科等的次序排列及逐一描述特征，系統方面及屬的举例方面，都不免有些不能完全照顧的地方，常見的枝叶化石也不能充分介紹，虽然編寫时已在教学大綱之外增入了一些供課外参考的部分（即用小号字排的部分）。

第二節 低等植物及其地質作用

低等植物概述

一、低等植物的特征：低等植物或叶狀体植物，其体軀是由單細胞或多細胞組成的叶狀体。它們或为不分枝的，或作叉狀分枝的，但皆如前節所已提及的一样，不能划分为各种营养器官，即沒有象高等植物所具备的根、莖、叶之分。此外，低等植物又沒有如同高等植物体中的由輸導組織所形成的中心柱。叶狀体的大小，很不一致，从極微小（有些細菌其直徑僅及0.2—1微米，長僅1—10微米）的起，一直到以米計（有几种藻类，例如昆布，体長达100米以上）。

低等植物有些是行他养生活的，如菌类的大部分及少数藻类屬之。但也有些如同高等植物一样，是行自养生活的，如大部分藻类和一小部分菌类。

低等植物有些生長在水里，也有些生長在其他任何地方。藻类基本上是水生植物，它們大部分生活在池、河、湖和海洋中，一小部分生活在陸地上的潮湿地帶。細菌普遍地生存在各种地方：土壤、水、空气里面有它們，动物的口、腸里也有它們。一般菌类則多生長在森林、湿地以及其他地方的土壤上。能生存在别的植物所不能生存的岩石和崖壁上的地衣，乃是菌类植物和藻类植物共生而成的。菌

类不能自制养料，但能用菌絲从所居的惡劣环境中吸收水和溶解在水里的无机物，而藻类則可以从菌类得到水和无机物來進行光合作用。这样，它們便可以互助共存。

低等植物的生殖方法，包括无性生殖和有性生殖。无性生殖可分为直接分裂和形成无性孢子二种。前者多見于細菌及簡單的藻类，如矽藻类；后者則为許多别的藻类所采用。有性生殖可分为接合作用(同形配子相結合)和受精作用(異形配子相結合)二种，前者如矽藻即有时行之，后者如輪藻是。孢子(无性孢子)分为游泳孢子及不活动孢子二类，前者不具細胞壁，乃一团裸露的原生質，上有一根或多数鞭毛；后者則为具厚壁的营养細胞，体積与普通营养細胞相当。菌类的不活动孢子，產生于孢子囊內。配子形态和游泳孢子无多大区别，也是不具細胞壁的一团裸露的原生質，通常并有鞭毛，能活动。但它具有結合的特性，且非經結合之后，不能產生新个体，是其不同之点。

二、低等植物在时間上的分布：低等植物在地球上可能很早就出現；地球上最初出現的生物，就是低等植物。只因它們大部分軀体小而軟弱，極难保存成为化石。但无論如何，最早的藻类化石在前寒武紀地層中，已有發現，而动物及別的植物的化石要在时代較晚的地層中才有見到。在古生界下部地層中的植物化石，除藻类外，別的很少，故古生代前期这一段时間，叫做藻类时代。藻类和菌类，其种类及数量在今天的植物界中，仍占有相当重要的地位。

三、低等植物的地質作用：低等植物体軀虽小，但由于数量众多之故，它們的地質作用却很重要。藻类大多数有叶綠素，因此和陸生植物有同样的作用。它們是水中有机物質的創造者。所有生存在水里的动物，都依賴水藻制成的有机物生活。有些藻类，有吸收礦物質(例如鈣質、矽質)的能力，死后在海中積成地層，有时可以达到很大的厚度。例如有些石灰岩，以及矽藻土礦，便即分別由鈣質藻和矽質藻类所造成的。一部分的煤，主要是由藻类所積成，叫做藻煤。此外，对于油頁岩的生成，藻类的作用顯然也占有重要的位置，有如前述。

藻类化石举例

如前所述，低等植物包括各种藻类和菌类，以及地衣，但由于它們的体軀大部軟弱，不易保存，化石很少見。故这一类植物化石之比較主要者，只有若干藻类。

藻类多为水生，也有生長于土壤，樹干的表面，或別的暴露于空气中的物体之上的。海洋或淡水沼澤或溪流中，都可以有藻类滋生。海洋中的植物，大部为藻类，有些屬于浮生生物，懸浮海中；有些屬于附生生物，傍海岸生長，或生長于海水淺处°各种藻类的体積大小和構造的复雜程度，差異很大。最小的为單細胞植物，須用顯微鏡才可察見；大的則是由数百万个細胞所組成，長可达百米。

藻类可因其顏色及細胞結構，生殖方法等別为藍綠藻綱（Gyanophyceae）綠藻綱（Chlorophyceae）褐藻綱（Phaeophyceae）紅藻綱（Rodophyceae）等。另有矽藻綱（Diatomeae）和輪藻綱（Charophyta）。前数者的化石，有时可在它們積成的石灰岩中見到；矽藻类常構成矽藻土，輪藻类化石也可見于許多时代的地層中。

下面所举，是藍綠藻类矽藻类和輪藻类化石的一些例子：

一、*Collenia*（聚环藻屬）

特征及生态 *Collenia* 是一种大型的鈣質藻类，大約屬于藍綠藻綱。它的藻体具有同心的圓層構造，直徑約自数厘米到十余厘米；其頂端大都成一拱形面。它們的生長似通过增添不規則的外層，以增大其体積。这和現生的藍綠藻大部分能分泌膠質層，包于細胞或一团細胞之外的特性相同（Colla——希腊文"膠質"之意）。这屬藻类乃生長在广闊而淺的水中者。

Collenia 的形狀有多种变化。有些是圓球狀的（圖 13—1），有些是柱狀的（圖 13—2），也有些是其他形狀的。因此可分別为数"种"。柱狀者有时很細長，但本屬永不分叉。

Collenia 及其类似的东西，曾有人怀疑它們不是眞正的化石，而是无机物質所聚成，因为它們里面至今还未有人見到过細胞構造，足以証明它是有机体遺跡



圖 13—1. 聚环藻的形态及構造，以 *Collenia sinensis*,（中國聚环藻）为例。注意它的同心圓層構造。繪自産于北京西山震旦紀石灰岩中的标本

圖 13—2. 聚环藻的一种，*Collenia cylindrica*（圓柱狀聚环藻）。産于山西五台山震旦系中。（依楊傑）
左-橫切面；右-縱切面

者。不过也有許多古植物学家仍記述之。而且，就寒武紀前地層的对比上說，这些“化石”仍有一定的用处，故这里仍介紹它。

时代及分布 *Collenia* 可見于世界上許多地方的震旦紀或其相当时代的地層中。东亞及西伯利亞东部的震旦系里面，都有这屬化石發見，如中國河北省的南口及北京西山、遼宁、山西五台山(圖13—2)、云南东部等，都是較著名的產地。

二、矽藻綱（Diatomeae）

生态 矽藻为單細胞的極小的藻类。它們普遍生長在海水和淡水里面，孤生或群生。現存的已知有6000种；在地質时代出現的很多。其中有些是生活在水底，有些則屬于浮游生物。有些則以粘液質的柄附着于朽叶或岩石等而生存。

特征 矽藻类的最顯著特征，是它們的充滿二氧化矽的細胞壁，形成坚固的介壳。在細胞死亡后，介壳仍可很好地保存成为化石。介壳的構造，主要是上下兩瓣，分別叫做上函和下函；上函略大，套在

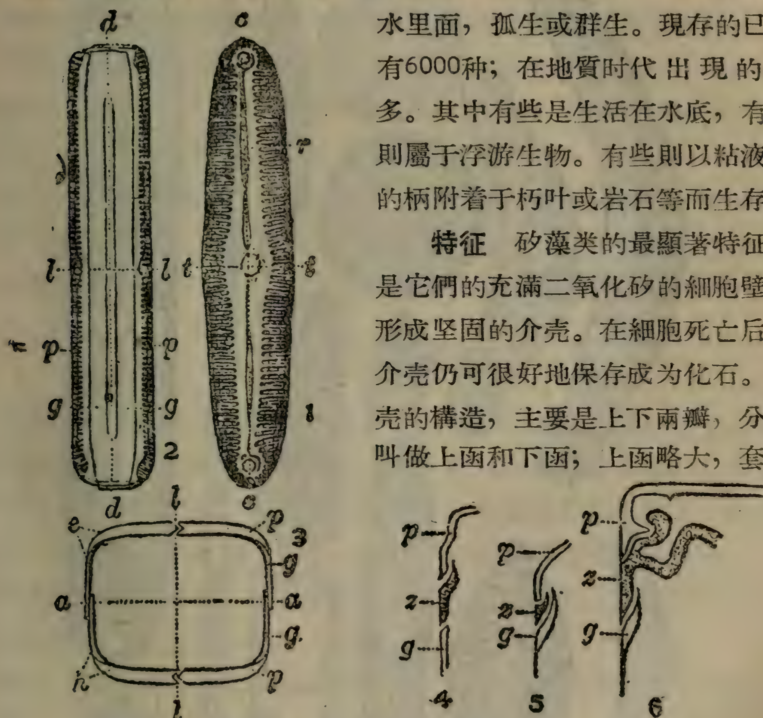


圖 13—3. 矽藻壳的構造圖解

（以羽狀型矽藻之一种 *Pinnularia viridis* 为例）：

1—壳面；2—帶面；3—横切面；4，5及6—壳面与帶面的連結几种情况。P—上函或下函；e—上函；h—下函；g—帶面；r—接縫；z—介帶；cc—中央綫；tt—横綫；cc与tt的交点为中節；中央綫近兩端处的点为端節；ll—中軸（連結上下函中点之綫）；aa—横断綫；dd—分裂面（依Pfitzer，O. Miller）

下函的上面，有如箱盖盖于箱上(圖13—3之e及h)。上下兩函又各由兩片組成，在頂底面的兩片叫做壳面（圖 13—3 之 P），在側面的叫做帶面（圖 13—3 之 g）。每一函的壳面和帶面兩者之間，有时又有另一小片，名叫介帶（圖 13—3之 z）， 把二者連結起來。从壳面的方向观察矽藻，和从帶面的方向观察所得的印象，大不相同。从壳面的方向看去，它的形狀很多变化，有圓形、有橢圓形、菱形、紡錘

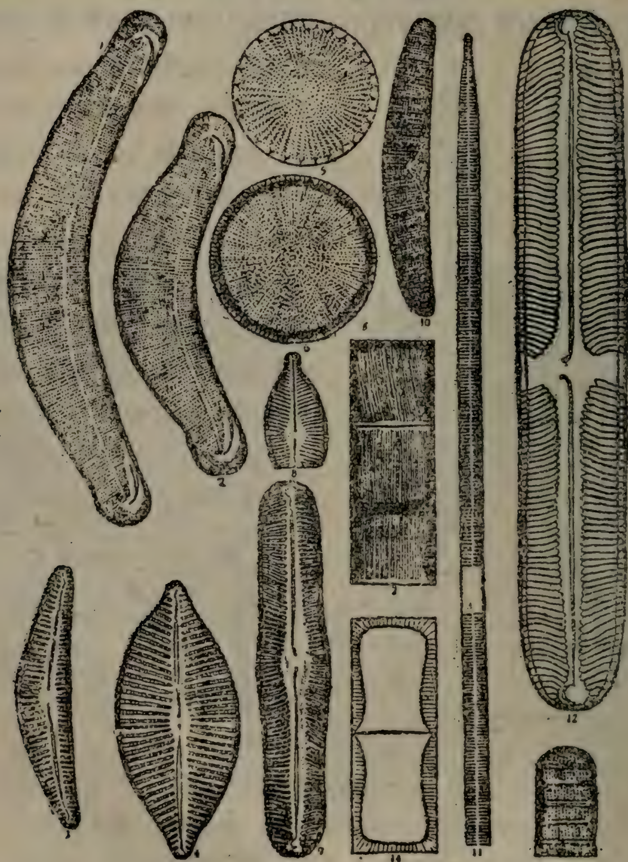


圖 13—4．矽藻的各种形式。山东臨朐縣矽藻土中所產的矽藻化石的一部分（依斯克瓦藻夫）。（高倍放大）

形、三角形、四角形、帶形等等之别，不勝枚举（圖 13—4 ）。壳面又有各式各样的飾紋，如点紋、綫紋、及網紋等，在顯微鏡下，頗为奇观。又有些矽藻的壳面上，有一狹長裂縫，从壳的縱向的一端，伸到另一端，把壳面分割为兩部分（見圖 13之3 ）。这裂縫叫做接縫，是供气体及物質進入細胞之用。同时由于細胞質在运动时，能通过裂縫而与水的分子發生摩擦，植物体遂得以移动。在裂縫的中点和兩端，各有环狀或瘤狀的增厚，分别叫做中節和端節。所有介壳的形狀、飾紋以及接縫的有无及其形态等，都是鑑定矽藻的主要根据。

分类 矽藻可大别为兩类，即（ 1 ）羽狀型矽藻（ Pennatae，也譯羽紋矽藻）和（ 2 ）中心型矽藻（ Centricae，也譯放射矽藻）。前者的特征是單面对称構造，后者則是輻射对称。

时代 矽藻开始出現于侏罗紀，至白堊紀及第三紀大盛，直至現代。我國吉林琿春（上第三紀）、樺甸（更新世）及山东臨朐（中新世）等地所產的矽藻士中，都有大量矽藻化石（圖13—4）。

三、*Chara*（輪藻屬）

生态 輪藻屬是藻类植物中具有比較复雜的構造，很接近于高等植物的輪藻綱（ Charophyta ）中的一屬。以現生的輪藻为例，它的体軀看來似有“莖”“根”和“叶”的分别。它通常叢生于靜水（普通是淡水，偶也見于微鹹水）的水底，如湖澤、小溪以及寬淺的河流中，構成稠密的脆弱的藻層。海相地層中也可有輪藻化石。因它有吸收水中鈣質的特性，故也称为鈣藻。

特征 輪藻屬的叶狀体是多細胞的。它具有直徑約一毫米的細小的“莖”，全長可达16厘米以上（間有長至65厘米者）。莖上有節，把它分成節間；節的距离略有一定。在節上排列着放射狀的“叶”，有如輪輻；輪藻之名，即始自此。“叶”作綫形，“莖”和“叶”的腋間，有时有小“枝”；小“枝”可依同样方式生出綫形的“叶”。在“莖”的下部，生有小“根”（圖13—5之1）。

輪藻最特別的地方，是它的雌性和雄性生殖器官。雌性生殖器官叫做卵囊，雄性生殖器官叫做精子囊。輪藻是雌雄同株的（偶也有是雌雄異株的）。精子囊和卵囊都生在“莖”的節上，“莖”和“叶柄”接合之处（圖13—5之2）。它們的構造很复雜，和別的植物很不相同。



圖 13—5. 現代輪藻的一种（*Chara fragillis*）
1-“莖”“枝”及“叶”的一部分；2-莖一部分放大，示卵囊（б）及精子囊（a）生于“莖”的節上，“莖”和“葉柄”的接合处，к-卵囊的冠（依Генкель）等

因此，輪藻在植物分类学上的位置，目前还未十分确定。有些学者把它看作綠藻类。

卵囊的構造　輪藻化石的最常見部分，要算它的卵囊。形多为椭圓，也有作卵形的，体積很小，通常長約800—1300微米，寬約600—

1000微米。卵囊的構造，可分为四个部分：（1）螺旋細胞（或称螺旋綫），由5个螺旋細胞所組成，左旋；（2）囊冠，位于螺旋細胞的頂端，由5个細胞組成，排成一輪；（3）囊柄，是插于卵囊的底孔內，把卵囊和“莖”或小“枝”联接起來的細胞。（4）卵球，是藏在卵囊里面的橢圓形卵細胞。这几部分構造中，以螺旋細胞保存成为化石的机会最多，因为通常就是这一部分具有鈣化的能力。

时代　上石炭紀至現代。如維吾尔自治区庫車第三紀初期地層中，即有發現（圖13—6）。云南曲靖越州盆地漸新統中也有。



圖 13—6. *Chara sinkiangensis*（新疆輪藻）
a-側面圖；b-頂端圖，示頂端的五个小疣狀体；c-底端圖，示底孔。產于新疆庫車第三系下部。×32（依盧衍豪）

輪藻綱的其他屬，早在泥盆紀初期即有确切記錄。我國云南婆兮、嵩明、弥勒等縣的海相泥盆系中，即有發見。事实上，本綱植物在我國已知產地已經不少，除上述維吾尔自治区、云南諸產地外，在甘肅永登的下侏罗紀含煤地層、山西垣曲以及山东蒙陰、萊蕪一帶的始新系中，都曾有其化石踪跡。我們在露头观察或鑽探工作中，应加以注意。

第三節　裸蕨植物門（Psilopsida）

裸蕨植物門的特点及其在植物演化上的意义

裸蕨植物的主要生存时代是下及中泥盆紀，但在上志留紀已开始出現，为現知的一群最古的同时也是最原始的陸生植物。裸蕨植物是

陸生植物的証据，見于它們在莖的表面生有气孔，用來通气；下部生有根莖及假根；更有輸導系統；所有这些，都是适应陸生环境的特有構造。而且，植物体的細胞組織，已有明顯的分化。它們具有木質部、韌皮部、角質化的表皮層等，非如同藻类的細胞組織，尙未分化。但在另一方面，裸蕨的植物体構造仍然簡單，有些只有一叶狀体的莖，其枝尖生着孢子囊而已，这又和低等植物实际上沒有很大的差別。所以这种陸生植物只是最原始的。孢子囊里面，生有孢子，故裸蕨植物又是最初的陸生孢子植物之一。它沒有根系；莖上多半沒有叶子，即体軀还沒有分化为莖和叶。莖裸露或僅生小刺；有些虽生有叶子，但叶子構造还很簡單，里面沒有叶脉；維管束生到叶基即止，而不伸入叶的里面。而且輸導系統也很簡單，只構成原始中心柱，里面沒有髓（註1）。所有这些特点，顯示着裸蕨植物乃是介于藻类和較高等的陸生植物之間的过渡类型，在植物進化史上具有重大的意义。

（註1）中心柱（或簡称中柱）是管束植物的莖的中心。依它的構造的复雜程度可分为三类，其間的差別和植物發育系統具有密切关系。最古的最原始的中心柱，叫做原始中心柱（圖52之1），即木質部位于韌皮部管腔之內，構成一个同心維管束；木質部里面，沒有髓存在。这类中心柱，可見于裸蕨类、楔叶草类、少数的鱗木类，原始的蕨类及其他較原始的陸生植物。高等的陸生植物的莖，当幼稚时，也有此类中心柱、及成熟后才消失，依据生物的个体發育史为其系統發育史的重演之說（即重演律），这現象也是此类中心柱为原始之物的一証。有时，原始中心柱呈放射狀（三射、四射等），如楔叶草的原始中心柱即为三射狀（参考圖24）。其次，由原始中心柱進一步便產生了管狀中心柱（圖51之2），即中心柱的中心有由一些薄壁細胞所組成的髓部存在。髓的外面，圍以管狀的木質部，再外則为韌皮部所構成的外管所环繞。这样，維管束便作管狀，故名管狀中心柱。如多数鱗木类，以及蘆木类等，即有此类中心柱。再其次，还有網狀中心柱（圖51之3及4）者，乃是由管狀中心柱被放射狀的髓部所分割，破裂为許多分柱所成，故也叫多柱狀中心柱。这是一种比較完善的中心柱，如樹蕨及种子植物所見者是。

在植物進化史上最値得注意的事件之一，要算輸導系統的出現。这一發展可能初現于植物开始生活于陸地上之后不久。直到今天，大多

数古植物学家都相信裸蕨植物門是陸生植物的祖先。由于裸蕨植物的發現,使二十世紀以前所未解决的关于陸生植物的起源問題,关于叶狀体植物和莖叶植物之間的关系問題，以及原始的陸生植物是什么的問題,都已獲得解决。裸蕨植物的發現，使我們矯正了过去对于石松类、節蕨类和眞蕨类这几枝植物系統發生的看法，而把它們看作是起于同一的來源。裸蕨植物門的發現，又解釋了关于根和叶以及孢子囊的起源的問題。例如它們沒有根系，但由莖分化出來的匍匐部分（即根莖），水平生長，伸入土壤里面，就已执行了根的作用，这可能为根的原始形态。莖在空气中的分枝部分，表皮層具有气孔，执行着光合作用的功能，变成叶狀枝，这就为未來的叶片的產生打下了基礎。

裸蕨植物的典型代表

Psilophyton（裸蕨屬）

裸蕨植物門的特徵及其生态,可以其中的*Psilophyton*一屬作为代表來說明。*Psilophyton* 的化石，通常都是碎塊的，因此在鑑定时必須特別小心。

特征　最典型的*Psilophyton*，其整个植物体形态有如圖13—7的复原圖所示。它是一种細小的植物，其地上莖高度不超过 1 米；不論根莖或地上莖的直徑，都在 1 厘米以下。沒有根。地上莖通常作二叉式（或叫二岐式）分枝，但也常有一枝大于別一枝，而变成中心枝，使別一枝变成側枝的（假軸分枝）。有些小枝是实枝，其尖端帶有小的卵狀孢子囊。裸蕨的小枝常在尖端作渦卷狀的卷曲，有如在开展中的蕨类"叶体"（参考蕨类植物）一样。莖中有原始中心柱，其輸導系統，据目前所知,含有螺紋管胞及梯紋管胞（註2）（圖13—7c）。植物体的地上部分，大部分生有短而坚硬的尖刺(圖13—7b)。这些刺在較大的枝上生得很多，但在小枝上則比較稀疏,有时甚至完全沒有。小刺脫落后,在枝的表面上遺留下分布不甚規則的小点痕。*Psilophyton* 沒有叶；裸蕨之名，即始自此（希臘文 Psilo 是裸露的光禿的意思；

phyton 則意为植物）。最初描述者 J. W. Dawson 曾把这些刺看作叶。但事实上刺內沒有輸導組織，刺面也沒有气孔，故以其說是具有叶的性質，不如說它們只是凸出物。在意外地保存很好的标本中，可以看到这些刺的尖端微微張大，里面含有一种暗色的物質，暗示着刺具有腺的功用。在另一方面，枝的表皮上，則具有很多气孔，行使叶的作用。孢子囊独生于短的二分的小枝尖端，因此看來好象成对生長（圖13—7a）。它們大小不一，但以自1—1.5毫米，長4—5毫米者为常見。一般作卵形，其末端圓鈍，也有作尖銳狀的。孢子直徑60—100 微米，具有滑壁，成四產出（即通称的四分孢子）。因为孢子沒有大小之分，这植物顯然是同孢子的。

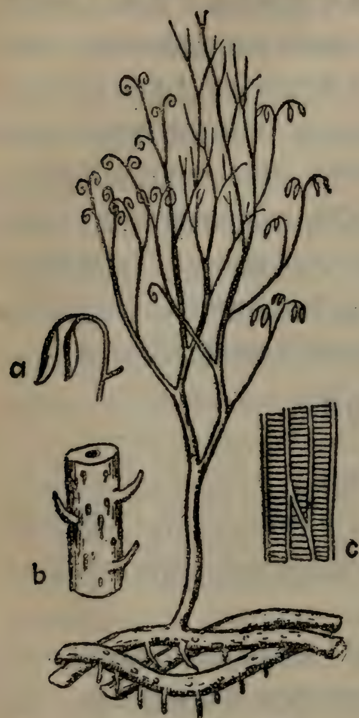


圖 13—7. 裸蕨之一种，*Psilophyton princeps*，（首見裸蕨）复原圖（縮小）。下泥盆紀（少数屬中泥盆紀）

a-一对孢子囊；b-莖的一截（原大）；c-地上莖的梯紋管胞。（依Dawson）

（註 2）植物的輸導系統，是作运輸水份及营养物質之用的。根据它的構造及机能，輸導組織可分为二类：

1. 管胞及導管 —— 它們用作运輸水和礦物質，見于木質部中。管胞也称假導管，是一种相当狹長的紡錘狀死細胞，具有斜的，尖的或圓的末端（圖13—8）。導管則是已成長的，內部能通过水的管狀死細胞的联結物。各細胞相接处的壁已經溶去，因而形成一条長的，完全的毛細管。就發展系統上說，管胞是水份运輸組織中的原始形式。較低等的植物，只有管胞而无導管，例如蕨类及多数裸子植物的莖，都缺乏導管，而被子植物的莖內，則可以見到導管（圖13—9）。導管是最完善的运輸形式，而且为最進化的有花植物所特有。

管胞及導管的壁，皆已木質化，并且都有增厚的地方。管胞的增厚部分，有

些作环紋狀。有些作螺紋狀，又有些作梯紋狀、它們分別叫做环紋管胞、螺紋管胞及梯紋管胞。这几种管胞多見于比較低等的植物。如裸蕨植物，蕨类植物等。更有些管胞的細胞壁，增厚程度加强，除僅余的壁孔之外，全部增厚。这叫做孔紋管胞（具有边緣增厚的孔紋）；高等植物中的裸子植物的莖即以具“緣壁孔”的管胞为特色。这样的胞壁几乎全部增厚的管胞，其作用是在于加强植物体的机械支持能力。至于導管，也可就其胞壁加厚部分的形狀而別为环紋導管、螺紋導管、梯紋導管、孔紋導管及網紋導管（增厚部分呈起伏的格子狀）。在各种導管中，环紋、螺紋、梯紋三种就其結構來說，是比較原始的，其中环紋与螺紋導管在植物体中首先出現，当莖部尚未完全成長之前，它們即已形成，乃莖的生長尚未停止时期的產物。孔紋及網紋二种導管，在進化过程中出現較晚，它們乃是后期形成的導管，由于細胞壁几乎完全增厚所造成的，直徑也較大，为導管中最牢固者（关于壁孔，可参看本章的註4）。

2·篩管——篩管是由一列引伸很長的管狀細胞所組成。細胞与細胞相接处的

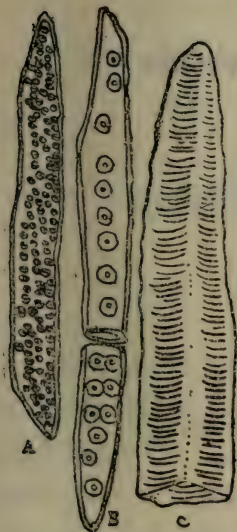


圖 13—8．几种管胞：
A，B-孔紋管胞；C-梯紋管胞（高倍放大）。
（依Holmen及Robbins）

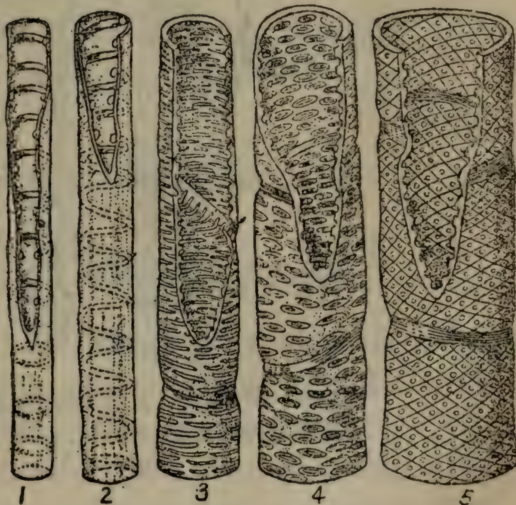


圖 13—9．導管的种类：
1-环紋導管；2-螺紋導管；3-梯紋導管；4-孔紋導管；5—網紋導管（高倍放大）
（依Жуковский）

壁沒有全溶，但穿通成篩子狀，故有篩管之名。篩管和管胞或導管正相反，其所由組成的細胞是活的而不是死的。它的細胞壁起初是薄的，后來逐漸增厚，但仍然是纖維素而不是木質化的。篩管是用來运輸可塑性物質，即光合作用產物，特別是蛋白質和碳水化合物。它們見于韌皮部中（圖13—10）。



圖 13—10. 篩管，以烟草莖的韌皮部縱剖面所示者为例（高倍放大）。（依 Holmen 及Robbins）

生态 *Psilophyton* 每沿着河流或在淺沼澤和淺谷的卑湿土壤之上，聚集而生，構成密藪。在北美泥盆紀加斯佩（Gaspe）砂岩中曾見*Psilophyton*的成群化石，它們的莖都在石板上向同一方向躺臥着，指示出系由于洪水急流氾濫淹沒的結果。

时代及地理分布 *Psilophyton* 及代表泥盆紀型植物中的分布最广者之一。它广見于世界許多地方，包括中國、比利时、加拿大、法國、英國、挪威及美國的下泥盆系(或中泥盆系)中。中國的已知產地計有湖南中部跳馬澗，以及云南昭通边箐溝及大关縣大灣子。在这些地方的下泥盆系（或中泥盆系的底部）里面，都曾發現过它的莖部化石（圖13—11）。

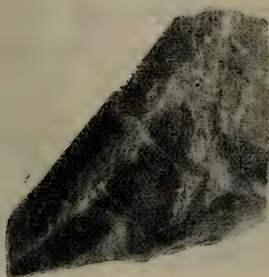


圖 13—11. *Psilophyton prinups*產于云南昭通边箐溝的下泥盆系（或中泥盆系底部）。（据斯行健）

第四節　古生代后期的植物

（一）古生代后期植物一般情况及其分區

一般情况　如上所述，古生代前期之末，志留紀后期，最初的陸生植物（裸蕨植物）开始出現。裸蕨植物是以后的陸生植物的祖先，其構造尙很簡單。一直到泥盆紀中期，才出現一些更較高等的植物，那就是原始的眞蕨类和一些原始的石松类及楔叶类(也叫節蕨类)等，但这些植物的構造仍然是比較簡單的。以后到了泥盆紀末至石炭紀，植物的進化就十分急速。在这一时期中，大量地出現了体軀巨大的石松类和楔叶类，前者如鱗木及封印木，后者如蘆木。同时，眞蕨类更加繁盛。此外还有最早期的裸子植物——种子蕨类，和与松柏科極

相接近的科达樹类，也在石炭紀中开始出現了。这种情况，在二叠紀前期，仍然繼續着。至二叠紀末才發生了大的变化。

植物区 在石炭紀中期以前，世界各处所見的陸生植物，大致上没有明顯的差異，即“世界性的”。但到了石炭紀末期，以至二叠紀的初期，世界各处所出現的植物群，則不大相同，而有分区的傾向。根据它們彼此間的差異，古生代末期世界上的植物可以分成四个区域。它們各个的名称及特点可簡述如下：

（1）欧美区：本区的典型代表植物为鱗木、封印木、蘆木、輪叶、各种蕨类及种子蕨类，以及科达樹类等。其分布范圍，在东面包括中欧、北非、小亞細亞一部分地区，并伸入东亞及西伯利亞等处。在西面則包括北美及南美北部。最繁盛时期为石炭紀至二叠紀。

（2）貢瓦那区：区內的植物和欧美区的完全不同。凡欧美区的植物都没有發現于这一区內；同时这区的特有植物，也从來没有在欧美区發現。这植物区的最特異的植物，就是舌羊齒屬以及别的几屬种子蕨类植物，故也叫舌羊齒植物区。这植物区的范圍，相当于現在的南非、南美、印度、奥洲及南極大陸等处。这几处在石炭二叠紀时，联結成一古大陸，叫做貢瓦那古大陸；这植物区之所以称为貢瓦那区，即由于此。

（3）安格拉区：安格拉区的范圍，包括現在的西伯利亞全部。这区古植物群的特点，为一方面有它自己的特有植物，另一方面又有很多的原屬欧美区所產的植物和若干原屬貢瓦那区的植物混生其間。惟从未見有后述的華夏区的植物共生在一起。

（4）華夏区：華夏区的最典型植物是种子蕨类的大羽羊齒屬，故也称为大羽羊齒植物区。此外还有别的种子蕨类和一些屬于楔叶类（如瓣輪叶）和石松类的特有植物。在这植物区里面，同时也有許多原屬于欧美区的植物混生一起。華夏植物区的范圍，主要在东亞，包括朝鮮、中國，向南直至苏門答腊及麻六甲等处。

（二）石松植物門（Lycopsida）

石松植物是陸生孢子植物中的一类。它在今天的植物界中，可以石松屬（*Lycopodium*）（圖13—12）及卷柏屬（*Selaginella*）为代表。石松屬生于陰湿的森林中，体很小。事实上所有現代的石松类，都是

小型的。可是这类植物在地質时代中，其种类較今天存留的大而且



圖 13—12. 現代石松植物之一种（*Lycopodium annotcnum*）

（依Kerner von Marilaun）

多。其中最重要的为鱗木綱，作高大的樹狀，其体軀的各部虽然都有化石被發現，但一般以莖的化石最为常見。

石松植物，可能是由裸蕨植物進化而來的。它們在泥盆紀初期，迅速繁盛起來。当中石炭紀时，發育达到最高峯，形成森林。但当二叠紀时，即急劇衰退；至中生代更为衰落。

在本節中，只要求我們認識古生代石松植物中最重要的兩屬——鱗木屬和封印木屬（二者皆屬于鱗木綱），并通过这兩屬來了解古生代石松植物的一般特点。

Lepidodendron（鱗木屬）

一般特征及生态　鱗木以其樹干表面有叶的痕跡，狀似鱗片的排列，因而得名（希腊文 repidoos 为“鱗片”，dendron 是“樹木”的意



圖 13—13. 鱗木之一种（*Lepidodendron obovatum*）的复原圖。（轉錄自Давиташвили書中插圖）

思)。它是古生代石松类中最大的而最著名的一屬，其遺跡成为石炭紀含煤地層的頁岩和砂岩中最常見的植物化石之一。根据它的存在的普遍情形推測，它可能是当时許多煤澤中的优势乔木。由于它的樹干表皮坚硬之故，它的特殊形态極易保留在化石中，給我們認識。

鱗木这一屬植物的雄偉姿态，可以从許多煤礦或采石場中所揭露出來的樹干看得到。它的樹身最高者可达三十余米，枝叶开展寬度达六米以上。樹干直徑 0.5 米以上。樹干上部，依不等的二叉式分枝，構成一个很大的滿盖叶子的樹冠(圖13—13)。

鱗木樹干的基部也作二叉式分枝，分成兩个載根器，以后繼續叉分多次，延伸很長。这些分叉部分側生許多細長的吸收器官("小根")排列成螺旋式或梅花式。这些載根器的化石，叫做 *Stigmaria*(根座)(來自希腊文Stigmaria——小瘢痕)(圖13—14，13—15，13—16)。"小根"脫落后，根座的表面留有微小的坑狀痕跡，叫做小根痕。小根痕常作圓形，內有一圈狀凹槽，中心有一小凸点，

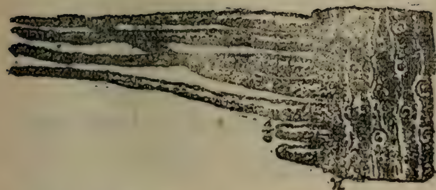


圖 13—14. 古生代石松类的根座之一种(*Stigmaria ficoides*)下石炭紀初至二叠紀。n—小根痕(依Grabau)×1/3



圖 13—15. *Stigmaria ficoides*.其上的小根已脫落，留有小根痕。產于江苏南京附近龍潭的下石炭系最底部(依斯行健)

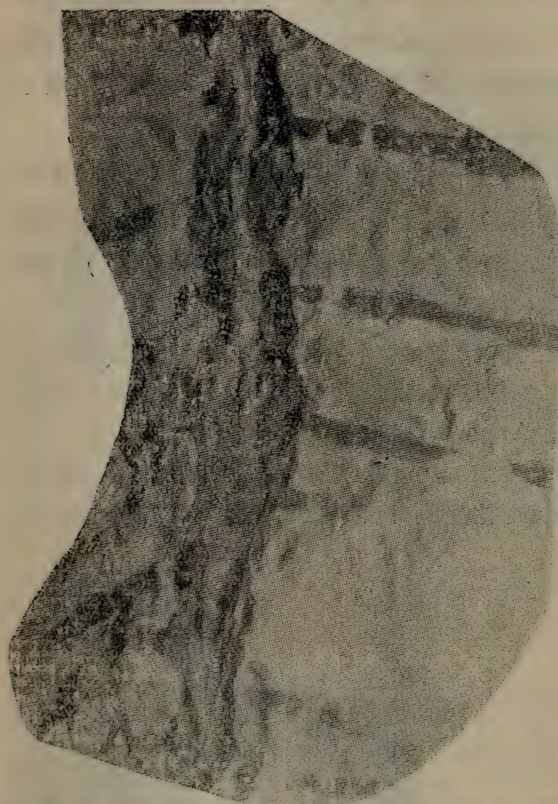


圖 13—16. *Stigmaria ficoides*. 產于山西太原下二叠系中。(依 Halle)

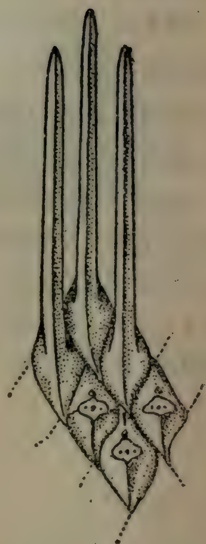


圖 13—17. 生于幼枝上的鱗木叶(*Lepidophyllum*), 一部分脫落后露出叶痕及舌痕(轉錄自 Давиташвили書中插圖)

乃根內的木質部遺痕。别的古生代石松类的根座，也作同样的形态，產于下石炭紀初期至二叠紀，在世界上分布極广。

鱗木的叶部化石、叫做 *Lepidohyllum* (鱗木叶，希腊文 phyllon 是"叶"的意思)。它們形态簡單，作綫狀或針狀，長 1—50 厘米或更長，向末端收尖。叶上通常具有單的叶脉，从叶基伸及全叶。气孔生于叶底，排成二行。鱗木叶原是叢生密盖于細枝之上的，叶序作急陡的螺旋狀(圖13—17)。老枝及干上的叶常已脫落，只留下痕跡(詳后)。鱗木叶皆具叶舌(也叫小舌)。所謂叶舌或小舌，就是叶上的一个小突起，它的功用直到現今还不清楚，有一說謂它有吸取雨水的功

用。鱗木的叶具有小舌这样的特点，和現代的卷柏屬所有者相同，为異孢子型石松类（参考后述異孢植物）的特征之一。

鱗木的孢子叶集成球果，这些球果化石叫做 *Lepidostrobus*（鱗木球果，字源自希腊文 Strobilus—如松球等的球果）。它是長形的穗狀器官，形似卵，或似長蜡燭(圖13—18)，生于細長的小枝的尖端，或生于大枝的側面。鱗木的孢子囊分为大小兩型，因此，它屬于異孢植物。小孢子囊內含有很多小孢子；大孢子囊內通常含有8—16个大孢子。異孢植物的开始出現，是植物進化史上的大事之一。

鱗木莖的解剖構造，有时有原始中心柱，但多数为管狀中心柱。木質部为外始式（参考本章註3）。有形成層，能行肥大生長。

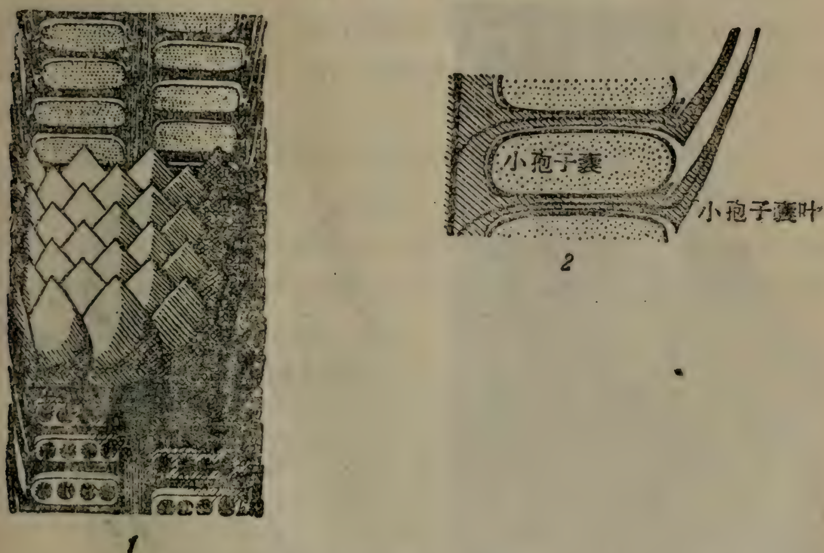


圖 13—18. 鱗木球果（*Lepidostrobus*）

1—球果構造圖解：中部示外形；上下部为通过中心的縱剖面，示帶有小孢子的小孢子囊（上部）和帶有大孢子的大孢子囊（下部）；2—球果的一部分縱剖面放大，詳示小孢子叶和小孢子囊。（轉錄自Дзвиташвили書中插圖）

叶座及叶痕 鱗木的最容易認識的特征，同时也是这屬植物体軀的各部分所成化石中最常遇到的部分，要算它的脫落叶后的莖的表面形态（圖13—19之1）。鱗木的叶是生在扁金字塔形的叶座的尖頂之

上的。这些叶座在平面上具有菱形的輪廓，它們接連地作螺旋狀排列，几乎沒有間断，把干、枝完全遮盖着，有如鱗片之狀，这在幼枝之上，尤其清晰；鱗木之名，即始自此。当叶脫落后，在叶座的頂端遺留下一个扁平的，具有長菱形輪廓的痕跡，叫做叶痕。这些叶座和叶痕一直在莖上留存着而不消失。叶座的形态，有各式各样，可用作鑑定鱗木种別的根据。基于它們的形狀、大小、以及其他特征所定出來的鱗木化石，目前已近百“种”。介于叶座和叶座之間，有一条狹窄的溝；溝的寬度，在莖的較老部分者較大。

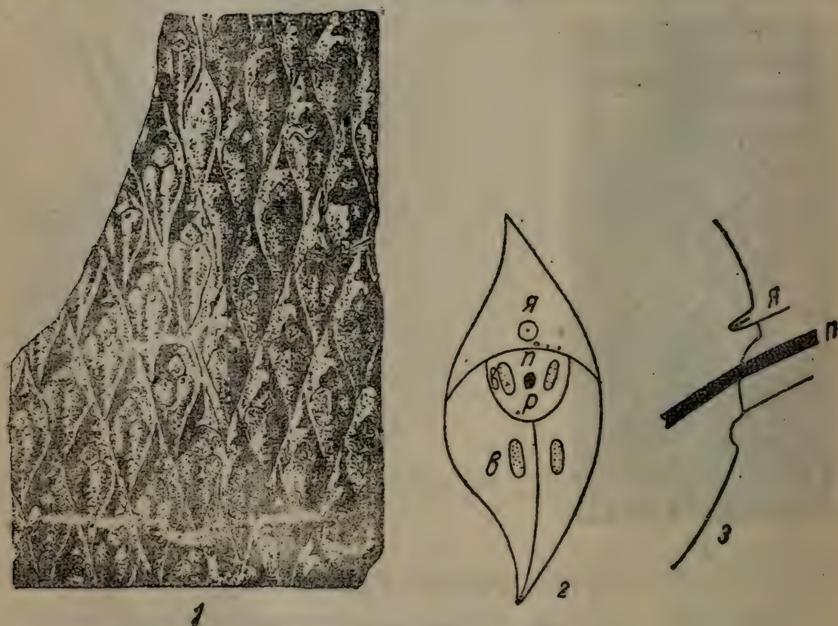


圖 13—19. 鱗木的叶座

1——塊鱗木化石（*Lepidodendron aculeatum*中石炭紀），示其上的叶座。2—叶座圖解：外形。3—叶座縱断面圖。В，呼吸孔或通气道；П，束痕；Р叶痕；Я，舌痕。（轉錄自 Давиташвили書中插圖）

叶座的輪廓，兩側略不对称（圖13—19之2），这是由于它們在莖上排列微作斜向的緣故。叶座的最上角和最下角均瘦尖，尤以最下

角为甚。最上角微向外伸，超越于上方别一叶座的下尖端。那扁平的叶痕常常位于叶座的中心略高之处。它或作菱形，或作横長形。叶痕面上，具有三点印痕。其中位于中間的一个，常成圓点狀，为从莖通到叶中的維管束（圖13—17之3）的遺跡，因此叫做維管束痕或簡称束痕。位于这束痕兩側的兩点印痕，則系呼吸孔（也叫通气道），它們是由薄壁細胞組織所成的。緊靠叶痕下方的斜坡上，有一中脊，直伸至叶座的下尖端，把叶座的下部划分为左右兩面；脊上有时綴着一列橫紋或缺刻。中脊的兩旁，靠近叶痕处，各有另一个更較顯著的呼吸孔。在解剖时看出，这兩个呼吸孔是和叶痕上面的呼吸孔相通的。在叶痕上方的叶座面上，有一小圓印，代表着小舌的位置，叫做小舌孔或舌痕。

时代及地理分布 鱗木是古生界上部最常見的植物化石之一。它始見于上泥盆紀，最盛于下石炭紀。下二叠紀以后，逐漸消滅。鱗木广見于石炭二叠紀时的欧美区，为該区最顯著的植物之一。在安格拉区及華夏区也有分布，如中國許多省区的石炭紀和二叠紀含煤地層或其相当地層中，皆曾有發見（圖13—20）。

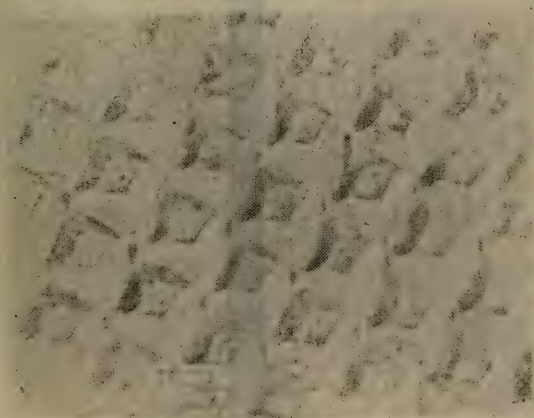


圖 13—20. 鱗木之一种（*Lepidodendron oculus* felis, 猫眼鱗木），上石炭紀至中二叠紀。此标本采自山西隰縣上石炭系。（轉錄自斯行健等書中插圖）



圖 13—21. 封印木之一种（*Sigillaria elegans*）复原图。
（轉錄自 Давиташвили書中插圖）

Sigillaria（封印木屬）

特征 *Sigillaria* 是古生代石松植物中僅次于鱗木的重要屬。以其莖的表面有形似封印的叶痕，故有封印木之名（*Sigillaria* 來源自拉丁文 sigilla，“封印”或“封印的圖式”之意）。封印木和鱗木相似，为高大的乔木，惟枝較少，只作二叉式分枝一、二次，或甚至完全不分叉。有些封印木，它的樹干短而粗，基部直徑大者可至 2 米，向上逐漸縮尖，至頂部其直徑减小到僅 30 厘米，全部高度僅及 6 米。另有一些，則樹干高而直徑小（圖 13—21）。封印木的叶痕和鱗木者一样，也是坚硬而易保存成为化石的，为鑑定种别的主要根据。依照叶痕的形态及其他特征，封印木可以分出許多“种”。



31—22．封圖印木之一种。（*Sigillaria mammilaris*）的叶痕。（轉錄自Давиташвили書中插圖）。注意束痕、左右二呼吸孔和上方的小舌孔

封印木的最顯著特征，是叶痕的排列作直行，这是通常作为与叶痕依螺旋狀排列的鱗木之間的分别要点。叶痕的本身形态，則和鱗木者相似，其上也有三点痕跡，中为維管束痕，左右各有一呼吸孔。叶痕的上方有小舌孔。惟叶座沒有那么高起和顯著；有些种甚至沒有叶座。叶座多作六角形（圖13—22）。

封印木的莖，有时有直立的平行排列的隆起的脊，但也有些是沒有脊的。因此，封印木的种通常归納为兩类，即：（1）*Eu-Sigillaria*（眞封印木，eu——眞的）和（2）*Sub-Sigillaria*（准封印木，sub——次的）。前者有脊，后者沒有脊（圖13—23）。

封印木的叶部化石，叫做 *Sigillariophyllum*（封印木叶）。它的外形作長草狀，有如鱗木叶，惟一般較后者長；最長者可达 1 米。此外，封印木叶中的維管束（叶脉）通常是双的，这和通常是單脉的鱗木叶不同。

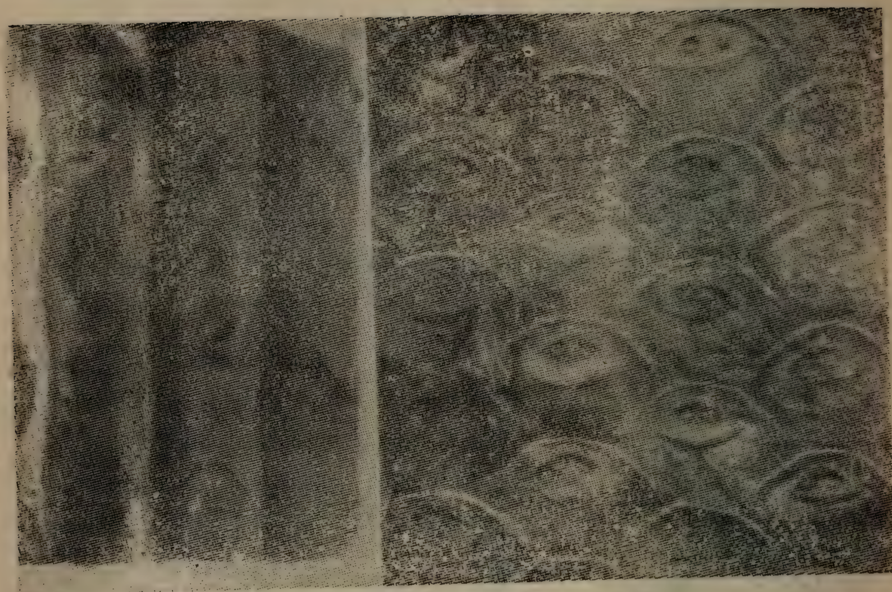


圖 13—23. 眞封印木（*Eusigillaria*）（左）和准封印木（*Sub-Sigillaria*）（右）。（依Arnold）

封印木的孢子叶球化石，叫做 *Sigillariostrobus*（封印木球果），其結構与鱗木球果者相彷，也作穗狀。

时代及地理分佈 封印木見于下石炭紀至二叠紀初，而以中石炭紀为最盛，为欧美区最顯著的植物之一。在东亞也有分布，但很稀罕，僅曾見于山东、江苏边境賈旺煤田的二叠紀含煤地層中；此外在河南平頂山煤田也曾發現过。

（三）楔葉植物門（Sphenopsida）

楔叶植物或称節蕨植物。古生代后期的时候，它是主要植物中的一类；今天所見的木賊，便即是屬于楔叶植物。莖有"節"，"節間"的莖表面有縱行的平行隆起綫。叶为楔狀——故名楔叶植物——輪生于節上。

重要的古生代楔叶植物化石，計有二綱，即楔叶草綱和蘆木綱：

一、楔葉草綱（Sphenophyllales）

（1）一般形狀　楔叶草綱也簡称楔叶綱。本綱植物莖上的相鄰兩个節間的縱行隆起綫，互相正对，排成直綫，而不是互相交錯的。每一節上的輪生叶，其中各个叶片和次一節叶輪的各个叶片，也互相正对、重叠，而不作互相交錯狀。这些楔狀叶有为全緣的，也有为分歧的。叶脉常分歧作叉狀。孢子叶变成穗狀的花，居于莖的頂部。莖中无髓。其維管束中，木質部頗發达，且有形成組織，能行第二期的肥大生長。

（2）典型代表　楔叶草綱的主要屬，叫做：

Sphenophyllum（**楔叶草屬**）

特征及生态　*Sphenophyllum*是一小植物，莖細長而弱，直徑少有超过5毫米者（圖13—24）。莖的節上偶有附根，顯为側臥生長的。它可能在古生代造煤湿地的森林中，密密叢生，構成蓆狀，蓋复于泥濘的地上。莖表縱紋伸及全節間。叶

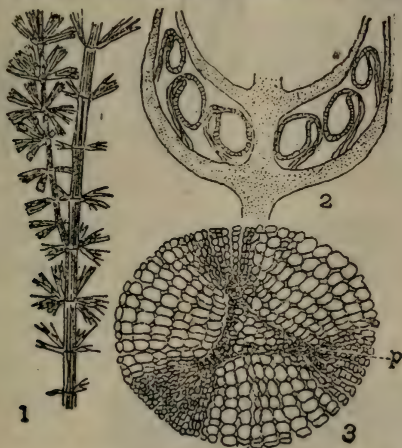


圖13—24．楔叶草的外形（1）孢子囊穗解剖構造（2）及莖的解剖構造（3）。

其中1—系以*Sphenophyllum Cuneifolium*枝的一部分为例；2—系同种植物的孢子囊穗縱切面，示各孢子葉上有三个有柄的孢子囊；3—系以*S. phurifolium*莖的横切面为例，僅示其木質部：P—初生木質部(作三放射狀)，其周圍有次生木質部，。形成層及韌皮部已經破坏（依Zeiller，Potonie，Williamson及Scott）

細小，通常不超过2厘米長，然也偶有較大的。叶的数目，每輪为6或9，虽然偶也有多至18片的。在寬展的叶頂上，有各种变化的缺刻或齒，随种的不同而定（圖13—25）。每叶有数条略为分叉的脉，每一齒的尖端，都有一脉伸达。所有的脉都从一脉而出；这脉的另一端通入叶莖之內。孢子囊穗形長，生于側枝的頂端。莖的横切面顯出三角形原始中心柱。其週圍有次生木質部。外面包以形成層及韌皮部。

时代及地理分佈 *Sphenophyllum* 一屬，在上泥盆紀时，已很广見，至上石炭紀和下二叠紀最盛，北半球各植物区皆可見；貢德瓦那区，則只有一种。到了三叠紀初期，仍有殘存，以后即消滅。它的化石广見于石炭紀含煤地層中；石化的莖常存在于"煤球"里面。由于煤球或別的石化作用，莖的構造有时可以清楚地保存。中國產地頗多，如華北及華南各省的石炭二叠系中，即常見之（圖13—26，13—27）。

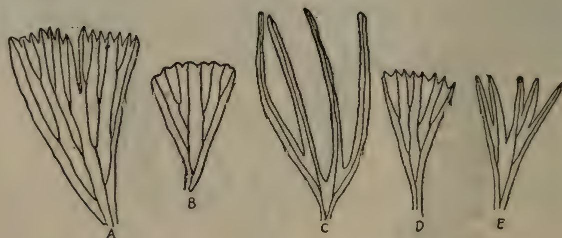


圖13—25．*Sphenophyllum*的叶形。A–*S. majus*；B–*S. emarginatum*；C–*S myriophyllum*；D及E．*S. Cuneifolium*，均約×3（依Zeiller）

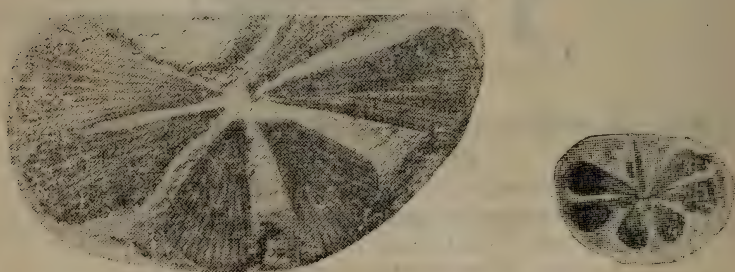


圖13—26．楔叶草之一种，*Sphenophyllum verticilatum*（Schloth）Brgn.（上石炭紀）此标本采自山西太原（依Halle）

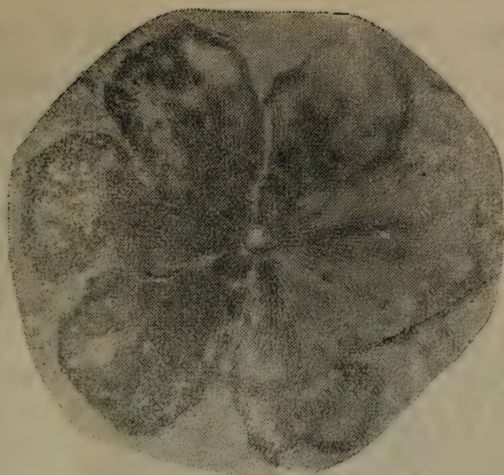


圖 13—27. 楔叶草的另一种 *Shenophyllum thonii* var. *minor*（小型湯氏楔叶）產于山西太原下二叠系中（依Halle）

二、蘆木綱（Calamitales）

（1）一般形狀　蘆木类也是古生代后期發育甚盛的植物。由于它的体軀巨大，和構造复雜，使它成为古生代后期重要的化石植物之一。它的化石極多，为欧美植物区最顯著的植物之一。在安格拉区及華夏区，也多見之。在这些地区，几乎凡有石炭紀植物發見之处，就有它們的存在。除了它們体軀特大之外，它們和今天生長于沼澤地帶的木賊屬（*Equisetum*）（圖13—28）最为近似，故又有古木賊之称。

（2）典型代表　玆以蘆木綱中最重要的一屬为例，作为这类植物的說明：

Calamites（**蘆木屬**，字源自希腊文Calamos——蘆葦）

一般特征　*Calamites* 作樹形（圖13—29），高可十余米。它有横行生長的地下莖；高大的地上莖即由此生起來。莖和分枝都有顯著的節和"節間"。"節間"的長短不一，有些种其莖上还生有細

枝，也有些其節上不生細枝，或僅有数節生細枝者。“節間”的莖表縱行隆起綫，大部很粗壯，因此形成了許多明顯的縱脊和介于其間的縱溝。上下兩个相鄰接的“節間”的隆起綫，大部分（虽然不是全



圖13—28．現代木賊类之一种：問荆（*Equisetum arvense*）

1—营养枝；2—孢子囊枝；3—孢子葉球，上有輪生的孢子叶；4—孢子叶，上有孢子囊；5—孢子，其彈絲展开；6—孢子，其彈絲捲起（依Генкель等）

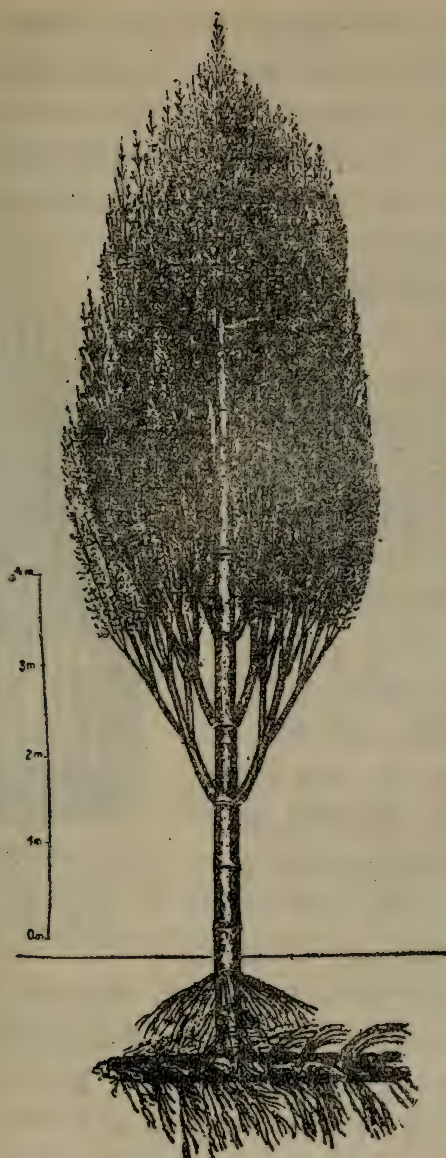


圖13—29. 蘆木之一种（*Calamites carinatus*）复原圖
（依Hirmer）

部）是互相交錯，作犬牙狀排列的。因此，“節綫”每作上下弯曲的“之”字形或波形，各細小分枝的節上都生出輪狀排列的叶；这些叶当枝漸漸長大后，仍不脫落。它們也可以生于大枝的節上。每一節上的輪狀叶，和上、下的鄰節上者，每作交錯狀排列。叶形作楔狀，全綠。叶脈只有一根，不分叉。孢子叶集成穗狀的球果，位于莖的頂部，形細長；長度不一，由十余厘米至三十多厘米。

蘆木的体軀成为化石的最常見部分，为它的莖和叶。

莖的化石　蘆木的莖之保存成为化石，多以“髓部石核”的方式出現（圖13—30）。所謂“髓部石核”，就是蘆木樹干內部髓腔的鑄模化石。因为蘆木如同今天的木賊屬中的許多种一样，具有大的髓部。随着植物的長大，这髓部成熟后即落下，并因此形成一条中心空道，貫通各个節間，全不中断。这中心空通的周圍，是一圈原來圍繞于髓外的維管束，構成筒狀。維管束筒的內面，也有縱脊和縱溝，有如莖的表面所見的一样。当樹干后來被沉積物所掩埋时，这中心空道便可被沉積所充填。充填的沉積物固結后，便成石核。往后，石核周圍的維管束筒腐爛或炭化后，遂在石核面上顯現出維管束筒內面的脊，溝的反面形态。这种髓部石核久已被人注意，認为可以顯示蘆木莖的外部形态。不过事实上石核表面所見的凹凸形态，只反映出蘆木的維管束筒內面的凹凸，它僅僅和蘆木樹干的外形相近似而已，二者并不是完全相同的。在石核上所見的縱脊，通常寬自1至3毫米，其長伸及

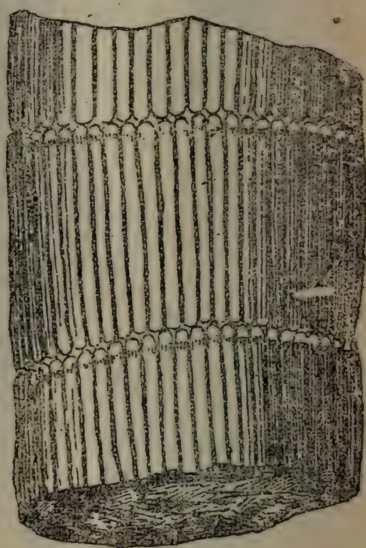


圖 13—30．蘆木的一种（*Calamites ssuckowii*，薩氏蘆木）。中石炭紀至下二叠紀（依Grabau）

節間的全部。脊的頂部大多数是圓的，虽然在有些种中它也可以是平的。節在石核面上顯示清晰，節綫則以之字形或波形弯曲的槽代表之。在蘆木的大多数种中，每一条“節間”隆起綫的上端，都具有一点卵形凸起，叫做節下管痕（圖13—31）。所謂節下管，并非一空的通道，而实系自髓部伸出來的由薄壁組織所成的長帶，也称气穴。这些節下管痕（或气穴痕）可以帮助我們鑑别石核的上方和下方，因为它們的位置是在節綫之下的。有时，在節上还可以見到枝痕。

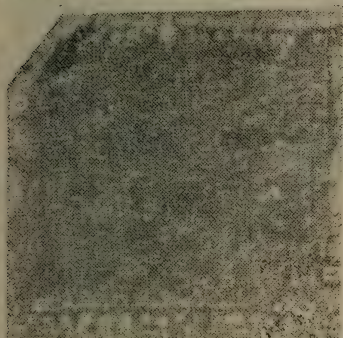


圖 13—31. *Calamites suckowii*（蕯氏蘆木），產于山西太原下二叠系。（依Halle）



圖 13—32. 輪叶之一种（*Annularia stellata*，星狀輪叶），中石炭紀至下二叠紀。（依Grabau）

蘆木的枝叶化石　蘆木的小枝和叶，依其形态，可以分为三种叶型，分别給以屬名，即：

1. *Annularia*（輪叶屬，一般也叫輪木屬，字源自拉丁文annularius——輪）　此为蘆木的枝叶中形式变化最多的一类型。叶环莖而生，排列成輪形（圖13—32，13—33）。但在大多数的压縮化石中，这叶輪的平面变作和莖平行。当植物生活的时候，叶輪可能是和莖斜交的。每輪叶数不一，但以8—13者为常見。叶作綫形或披針形，中具單脉。叶長5毫米至数厘米。同一輪中，各叶長度有时相等。但大多数的例子是最靠近莖的叶比較略短。这屬叶型見于石炭紀和二叠紀。

2. *Lobatannularia*（瓣輪叶屬，拉丁文lobatus——分裂的）　形和

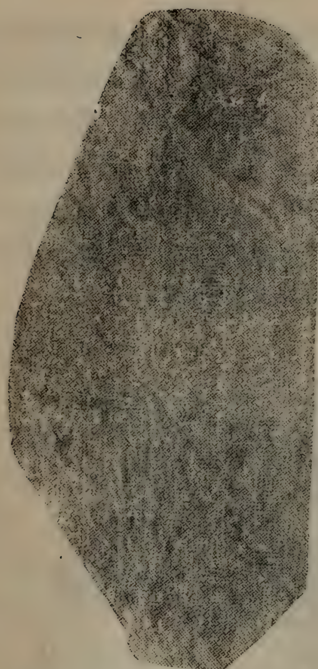


圖 13—33. *Annularia stellata*（星狀輪叶），產于山西太原上石炭系。依（Halle）

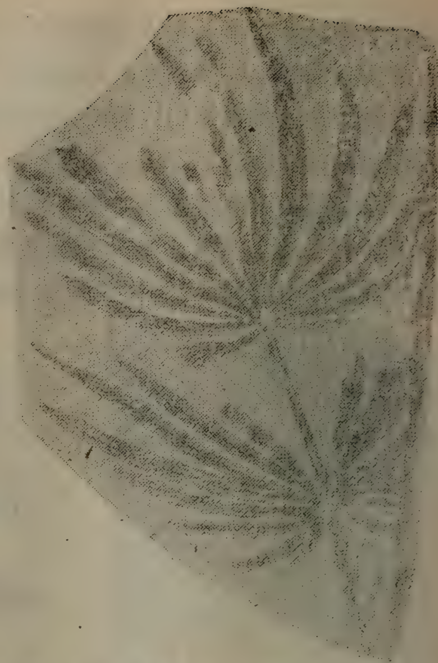


圖 13—34 瓣輪叶之一种（*Lobatannularia ensifolia*，劍狀瓣輪叶），產于山西太原中二叠系。（依Halle）

*Annularia*相似，惟叶較顯著地偏心，同时近枝的基部的一方，有一空缺；近空缺处的叶，較别的叶为短。所有的叶都向前弯曲，这也是这屬叶型的特征之一（圖13—34）。这屬叶型只見于華夏植物区的石炭二叠紀地層中。

3. *Asterophyllites*（星叶屬，字源自希腊文asteri——星，phyllon——叶） 叶細長，針狀，繞嫩枝而形成輪狀。叶数很多变化，而以15—30者为常見。叶向上方指出（圖13—35）。这屬叶型產于中石炭紀至上二叠紀。



圖 13—35a. 星叶之一种（*Asterophyllites epuisetiformis*，木賊狀星叶，石炭紀）（轉錄自 Дзвиташвили 書中插圖）

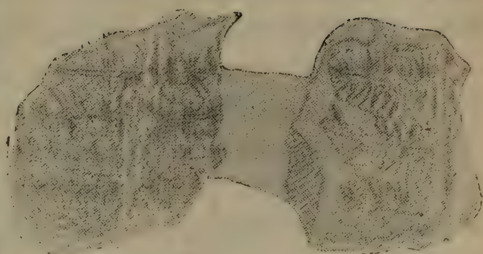


圖 13—35b. *Asterophyllites pingloensis*，產于广西上二叠系（依斯行健）

（四）古生代的蕨狀葉

一. 蕨狀叶的"形屬" 在石炭二叠紀地層中，產有很丰富的蕨狀叶。在許多年以前，这大量蕨狀叶化石皆曾被認为屬于眞正的蕨类。因此，这一时代有"蕨类时代之称。至二十世紀初，人們發現了这些"蕨叶"，其中大部分竟生种子（因而另称"种子蕨类"，詳本節第六目）。这样一來，它們中有大部分自不能列入眞正的蕨类。可是，这些保存下來的叶子化石，單从形态上很难区别它們究竟是蕨类还是种子植物，除非它上面确有种子附着，或者保存有可为特征的解剖構造。

即使远在种子蕨类这个划时代的發現以前，人們也已感到这些蕨狀叶分类是困难的，因为类似的叶子可能是多个不同的屬的东西。第一个想出把各种形式的古生代蕨狀叶分类的办法者，要算布朗尼阿特（Brongniart）。他在1828年根据这些蕨狀叶的形狀、脉式以及小羽片的附着狀态，建立了一些臨时的屬。以后，还有別的古

植物学家,依照同样方法，繼續增添了别的屬名。这便是古植物学上所謂“形屬”。

布朗尼阿特及随后的学者所提出的这些人工屬，在生物学上的价值是有限的，因为在它們中，人們常常把一些毫无关系的，可能分屬于許多个不同的自然屬的种归入同一“屬”中。可是，就地層对比的应用上說，它們有时仍有一定的实用意义，因为有某些叶型，或叶型的組合，可以是某一建造或更小的地層單位所特有。有不少地層的詳細分層，便即是以这些蕨狀叶作根据的。

二、蕨狀叶的叶体結構 古生代的蕨类和种子蕨类的外形，和許多現代蕨类的相似。它們一般是从主莖生出无数叶子。这些叶子通常作羽狀分裂而成复叶狀，有时很大,叫做叶体或連枝叶。叶体的構成,通常先自主莖生出長度不一,有时相当粗大的主軸或原始羽軸。然后,由主軸再生出羽片;羽片上有很多的小型的裂片,自羽片軸即所謂第二羽軸生出，叫做小羽片这种分裂方式的叶体，叫做二次分裂叶体（圖13—36之B）。然也有小羽片直接从原始羽軸生出者，这叫單次裂分叶体（圖13—36之A）。有时，叶体可以分裂多次，即从第二羽軸生出更次的各級羽軸，在最后一次羽軸（即羽片軸）上才生出小羽片（例如圖13—36之C 所示的三次分裂叶体是）。在幼齡狀态下，叶捲曲成螺旋形；叶子發育时，从叶基到叶頂

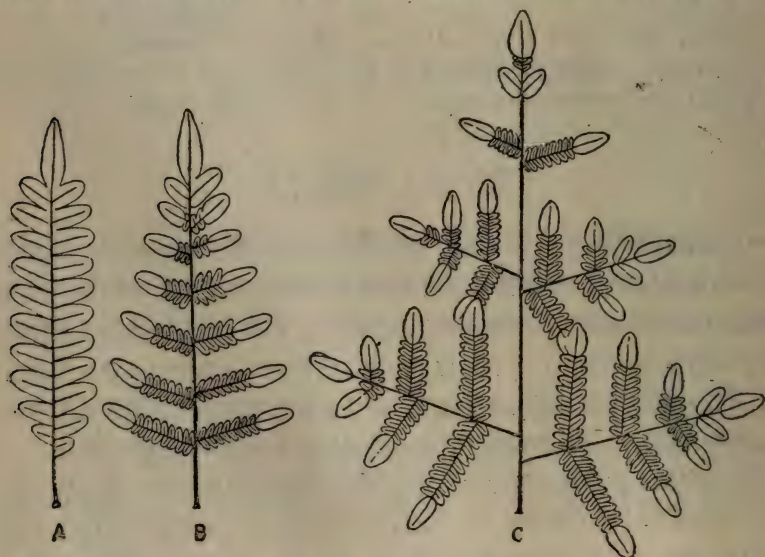


圖 13—36. 蕨狀叶“叶体”分裂方式之一：單軸型。A—單次分裂叶体；B—二次分裂叶体；C—三次分裂叶体。（依Arnold）

逐漸展开这一点与种子植物不同，因种子植物的叶是从叶顶到叶基逐漸發育的。

蕨狀叶的分裂方式，可以分为兩种，即單軸式和二叉式。單軸式分裂，是从主軸向兩側生出第二羽軸，以后再依次生出其他各級羽軸，最后生出小羽片（在單次分裂叶体則从主軸直接生出小羽片）(圖13—36)。二叉式分裂則由主軸或原始羽軸对分为兩条第二羽軸。后者又各对分为兩条第三羽軸，以后尙可再依同样方式叉分为更次各級羽軸，而在最后一次羽軸(羽片軸)上生出小羽片(圖13—37)。

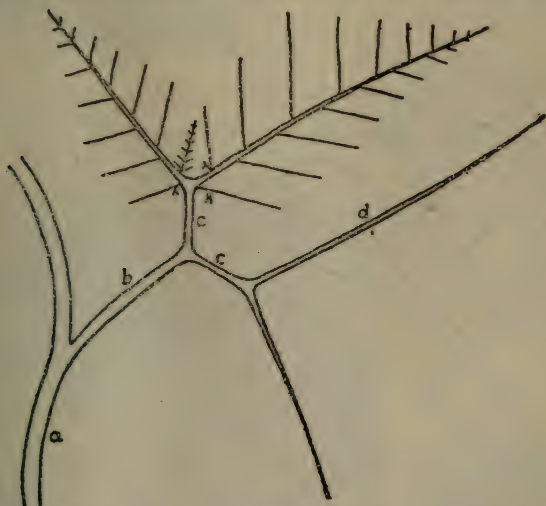


圖 13—37. 蕨狀类"叶体"分裂方式之二：二叉型
a-原始羽軸；b-第二羽軸；c-第三羽軸；d-羽片軸
（依Corsin）

三、古生代蕨狀叶的常見"形屬"举例 古生代蕨狀叶的常見叶型，可因其小羽片的外形及附着情况，分为三大类。玆每类举一例如下：

（1）小羽片三角形，或具几乎近于平行的、或微凸的边緣，而其基部寬广者。这类可以下列的"形屬"为例：

Pecopteris（**櫛羊齒屬**）（Pecten——梳）

特征 小羽片通常細小，具有平行或微弯的边緣，以整个羽片基部附着羽軸（圖13—38之Ⅰ及J；圖13—39）；有时略微收窄。中

脉由羽軸伸入小羽片的基部，一直延至羽片的頂端。側脉頗稀，單一或分叉；直或弯曲。各小羽片可互相分离，或者兩側的边緣作部分地联合在一起，排列整齐，有如櫛齒，故有櫛羊齒之称。这一“形屬”所包括的蕨狀叶，虽然有許多帶着蕨狀生殖器官，即屬于蕨类的，但也有不少帶着种子蕨类的种子，以及别的被信为產生花粉的構造，故顯然屬于种子蕨类者。

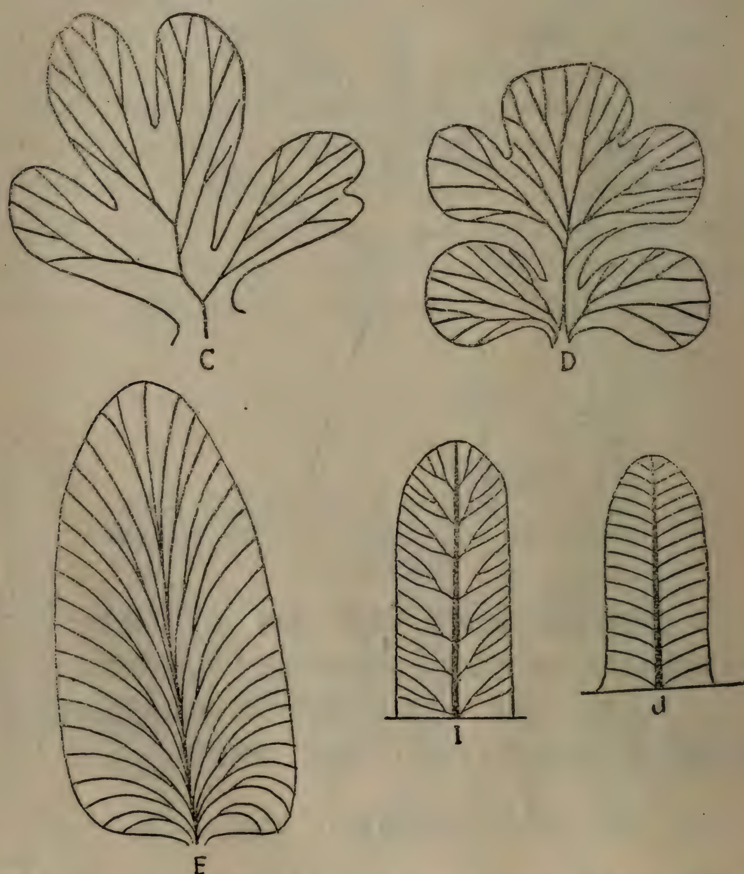


圖 13—38. 几种最重要的古生代蕨狀叶型的小羽片特点比較圖：C 及 D, *Sphenop. r.*； E, *Neuropteris*； I 及 J. *Pecopter s*。(依 Arnold)

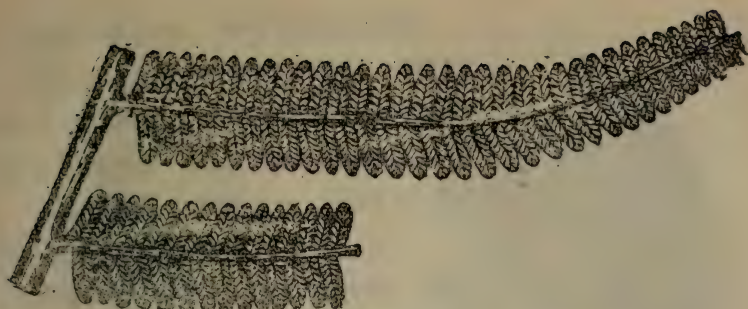


圖 13—39 a. 櫛羊齒之一种（*Pecopteris cyathea*）上石炭紀至二叠紀，偶也見于中石炭紀頂部（依Gothan）

圖 13—39b. *Pecopteris taiyuanensis* Halle（山西下石盒子系）

时代及地理分布 自石炭紀初期延至二叠紀，而以石炭紀中后期和二叠紀初期为最盛，为欧美区最顯著植物之一；安格拉区及華夏区也广見之，如中國許多省区的石炭紀及二叠紀地層中所產者是。

（2）小羽片圓形或漸尖形，或兩边平行，卵形或舌形者，这一类可以下列一个"形屬"为例。

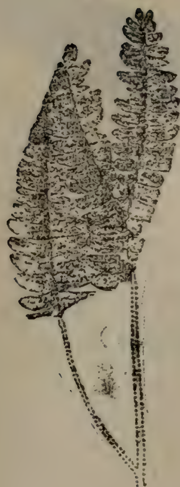


圖 13—40. 翅羊齒的一种（*Neuropteris gigantea*，中石炭紀最重要的标准化石）（依Potonie和Gothan）

Neuropteris

（**翅羊齒屬**，希腊文neuron是翅脉之意）

特征 小羽片为卵形或卵圓形，其基部收窄为一点，附着于羽片的主軸上（圖13—38之 E）。基部弯曲，呈心臟形，并且常常兩边不等；又有时基部上下兩边皆凸出作耳狀。小羽片頂端通常較尖，也有为鈍圓形的；又有为弯曲作鐮刀形的（圖13—40；41）。边緣完全。中脉不顯，而是常常在距小羽片頂端約 1/3 或 2/3 处破裂成为弧形的脉。側脉及由中脉破裂所成的細脉，一般以銳角射出，細而甚密，或者粗而疏，但皆依二叉式分叉一、二次或多次，这一"形屬"所包括的蕨狀叶，是常見的种子蕨类叶型之一。

时代及地理分布 *Neuropteris*是石炭紀蕨狀叶最常見的形屬之一。它是欧美区的最顯著植物中的一屬，也广見于華夏区和安格拉区。其生存时代从下石炭紀至二叠紀后期，而以石炭紀的中、下部为最多。中國許多省区的石炭紀和二叠紀地層中，曾有發現，如河北开平的本溪系和江西东南部的梓山系中所產的 *N. gigantea*（中石炭紀标准化石，見圖41）便是著例。

（3）小羽片基部收窄，常有短柄，并且常呈齒狀或裂片狀者。





圖 13—41. *Neuropteris gigantea* 的小羽片（左圖依 Grabau；右圖依斯行健陈國达，其标本采自江西贛縣）

这一类可以下列一个"形屬"为例：

Sphenopteris（**楔羊齒屬**，希腊文 sphen——楔）

特征 小羽片基部收窄，常以短柄附着主軸（圖13—38之 C 及D，13—42），一般細小，具卵形或長橢圓形的輪廓，分裂成齒狀，又时或切成狹而尖的或者鈍圓的裂片。中脉直或弯曲。侧脉以一銳角射出，依二叉式分叉数次，然后單一地或成組地伸入小羽片的裂片尖端。这一形屬的蕨狀叶，一部分生蕨狀的生殖器官，但別的却產生种子，故顯然一部分屬于蕨类，而另一部分則屬于种子蕨类。

时代及分布 初現于泥盆紀，至石炭紀时广布于欧美区，安格拉区及華夏区各地。中國產地頗多，如許多省的石炭紀或二叠紀地層中，即曾見之。



圖 13—42. *Sphenopteris norinii* Halle
（山西下石盒子系）（依Halle）

（五）蕨类植物門（Pteropsida）

一、蕨类植物的特征　蕨类植物是和裸蕨类有密切关系的植物中除了前述的石松类及楔叶类以外的第三進化支系。現在蕨类大多数是草本(圖13—43)，但在热帶生長的也有为高达 7 米的木本者。草木蕨具有根莖，上生有根。根莖的頂端，通常突出地面，并从其上生出叶体。蕨类典型的叶体，一般很大，作羽狀分裂而成复叶狀，有时可分裂多次。关于叶体的結構，已見本節第四目中。現存的蕨类，以在热帶地方發育为最盛。它們大多数生于潮湿、陰暗的森林中，但有些也可在干燥的、开敞的地方生長。

二、古生代蕨类概述　蕨类發生于泥盆紀的早期，那时的蕨类植物，体軀并不巨大。它們有些是匍匐生長的，也有些是直立的，它們的莖結構簡單，分枝很多，外形作灌木狀。孢子囊很大，作球形或梨形，着生于叶的尖端。

到了石炭紀及二叠紀时，出現了樹形的蕨类。这些蕨类具有細長

的直立莖，頗高大，最高者可达10米，或者更高。其直徑常达0.5米以上。莖的頂端，生着很大的叶体，分二行或数行排列，構成冠狀。叶体的形狀和今天的蕨类的叶体相近似。

三、古生代蕨类化石举例

在本節中只介紹古生代的一屬最古的蕨类，以及古生代后期的樹狀蕨类：

（1）*Archaeopteris*（古蕨屬。希腊文archaios古的；pteris--蕨、羊齒）。

特征及生态　叶为复叶狀，頗巨大（圖13—14），可达一米左右或更長。主軸頗強而直，兩側生出兩行准对生的羽片，排成一平面。小羽片作倒卵形，也分成兩行，長1—5厘米，或更長。它們以狹窄的基部附生于羽片軸上，并向上增大而成圓的頂端。重叠或不重叠，因品种而不同。脉作扇狀，沒有中脉。从羽片軸伸入小羽片基部的單脉，依二叉式分叉数次；支脉直或微弯曲，伸达小羽片上方的边緣。小羽片的边緣平滑，齒狀，或具深缺刻。



圖 13—43．現代蕨类之一种（*Polypodium vulgare*）的全形。1—叶体中一小羽片的末端，示孢子囊群；2—一个孢子囊，其柄放大；3—另一孢子囊，正在爆裂，射出孢子（依Gray）

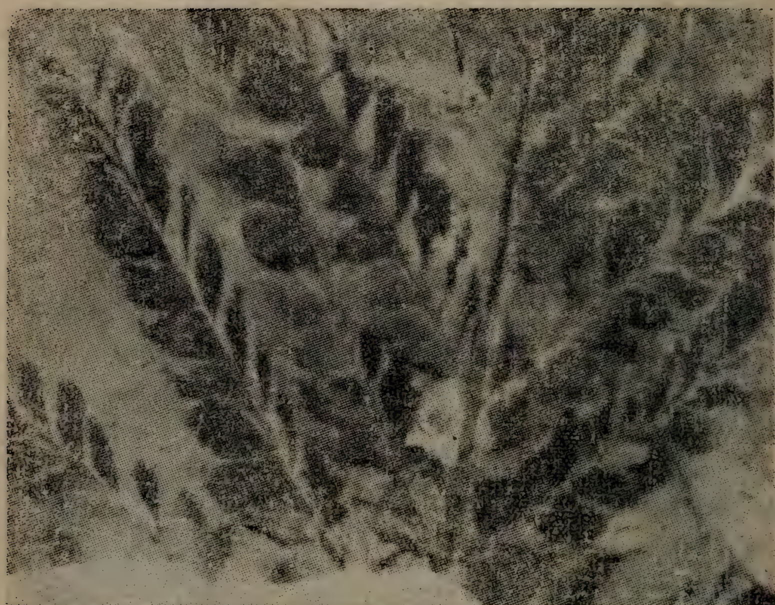


圖 13—44. *Archaeopteris latifolia*（闊叶古蕨）。原大。
上泥盆紀（依Arnold）

古蕨的一般形态，虽然明顯地屬于蕨类，但也有些古植物学者，曾認为它是一种种子植物而非眞蕨。不过事实上这屬植物中有些"种"在其实羽片上帶有孢子囊圖（13—45），这証明它至少部分地或者全部地屬于眞蕨类。

古蕨可能是一种灌木，臥地生長，而非直立的大樹。它沿溪流或海灣的岸濱，土壤富于湿气之处，叢集而生，構成一矮而密的灌木林。

时代及分布 古蕨最多見于上泥盆紀，为这一时期分布最广的蕨类，并且有时被認为上泥盆紀的标准化石。不过它偶也在中泥盆紀地層中出現。在中國，曾于广东曲江縣下石炭紀的含煤地層中，見有类似古蕨的化石。

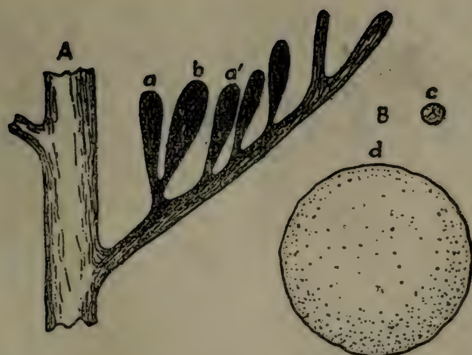


圖13—45. *Archaeopteris latifolia* 的实羽片及孢子
A—实羽片：a及a′，小孢子囊；b—大孢子囊。B—小孢子
(c)和大孢子(d)大小的比较示意圖(放大)。(依Arnold)。

（2）* *Psaronius*（樹蕨屬）（psaroni希腊文"木樁"之意）

特征 樹干很高大，最大者达十米或更高。依矽化的樹干化石指示，其直徑超过0.5米。叶体生于干頂，分二行或多行排列、構成冠狀。（圖13—46）。叶体痕作大的卵形，大者其高度有时可达10厘米或更大。其表面常帶馬蹄形的叶束遺跡。这些叶体痕另有名字：如果它們是二行排列的，叫做 *Megaphyton*，如果是多行（二行以上）排列的，則叫做 *Caulopteris*。从叶冠以下的干部，伸出无数的气根，構成外被，把干一層又一層地包圍着。这外被愈近干的基部愈厚，因此自"叶帶"以下的干部，成了細長的倒錐形。莖中沒有次生組織，就是这样主要地依賴根鞘來支持叶冠。根通常很小，直徑不超过1厘米。莖和根皆生有毛狀物。在莖的横切面上(圖13—47)，可以見到中心柱是網狀型（即多柱型）的。它們排列成无数的維管束同心層，其排列位置适和叶体附着部的位置相当。維管束的大小不一，但其横切面一般为長形，依正切方向伸延。*Psaronius* 只是这屬蕨类的莖部化石，它的叶子可能屬于 *Pecopteris* 型的。

时代及分佈 石炭紀至三疊紀，而以下二疊紀为最發达。在欧洲及北美均有分布。我國貴州威宁上二疊紀下部玄武岩中，曾發現之(圖13—47)；云南宜良的相当地層中，也發現过它的碎片。

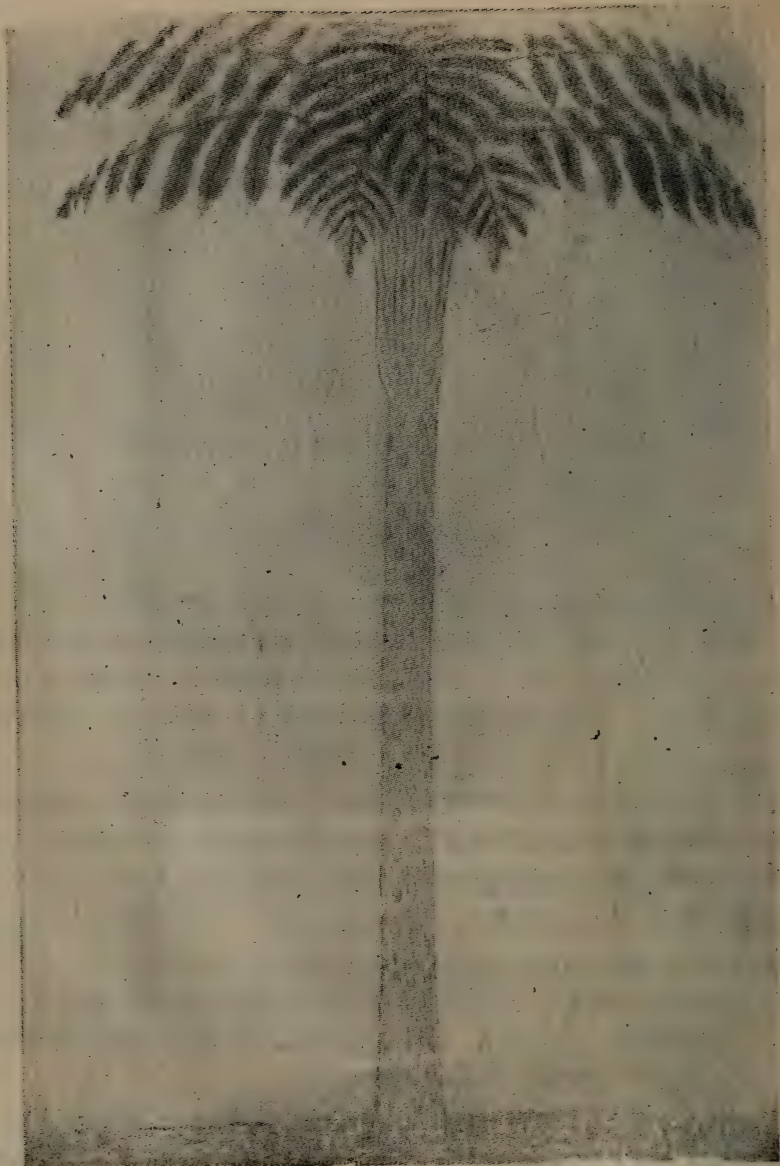


圖 13—46. 樹蕨的一种(*Psaronius sinensis*, 中國樹蕨，上二疊紀下部)的复原圖。注意莖上的叶体痕作 *Caulopteris* 型，叶体作 *Pecopteris* 型。(依斯行健)



圖 13—47. 中國樹蕨的莖的橫剖面，示中柱的排列情況，及莖干周圍由气根構成的外被的一部分。原大（依斯行健）

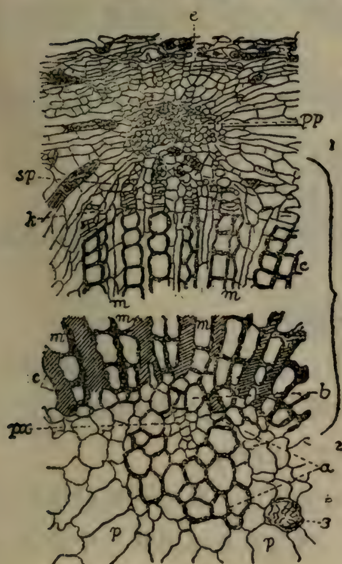


圖 13—48. 种子蕨类莖的解剖構造，以 *Calymmathatheca haeninghausi* 的莖（*Lygi nodpteres oldhamiuw*）的橫切面为例

1—近于周边的部分（×約36）；2—近于中心的部分（×約68）。e—外皮；p—髓；m—髓綫；s—分泌囊；px—原成木部；a—向心的后成木部；b—离心的后成木部；c—次生木質部；k—形成層；pp—初生韌皮部；sp—次生韌皮部。（依 Williamson 及 Scott）

（六）最早的裸子植物

裸子植物（Gymnospermae）是屬于种子植物（Spermatophyta）的一門。它里面又包括許多类别，即种子蕨綱、苏鉄綱、拟苏鉄綱、銀杏綱、科达樹綱、松柏綱等。在古生代末期，已出現的最早期的裸子植物，有种子蕨綱和科达樹綱。

一、种子蕨綱（Pteridospermae）

（1）种子蕨类的一般特点及其在植物演化中的地位　种子蕨是一种具有蕨狀的叶，而叶上却生着种子的一类植物，有时也称曰"苏鉄蕨类"。这类植物有些是樹狀的，也有些是斜倚生長或匍匐生長的小型植物。它始見于泥盆紀，惟直至石炭紀才發育达于極点。二叠紀冰期以后，仍頗繁盛；至中侏罗紀时，則僅有少数遺存。

在本世紀初，种子蕨类的發現，給古植学的研究开一新紀元。因为一來揭示了种子植物中以前所未知的大类，二來使眞正的蕨类在石炭紀植物群中的地位退居次要。

在植物形态上，种子蕨类是介于蕨类和苏鉄类之間的一类植物。它們具有如下的几点特征：

1.叶大，呈蕨叶狀，分屬于不同的"形屬"；

2.不論任何形式的叶，都具有堅硬的角質層，这一点和眞蕨类不同；

3.叶跡頗大，由單一的或多数的維管束所構成；

4.根和莖的解剖構造的最大特点，是有形成層，能產生次生木質部及次生韌皮部（圖13—48）。这相似于今天的裸子植物及双子叶植物，尤以苏鉄类莖的解剖構造，最和它相接近。

5.但另一方面，中心柱大多数为多柱型，即由一管狀中柱分裂成多数分柱（参考本章註1）；同时，初生木質部通常为中始式（圖13—48）（註3），这又和蕨类的莖相似；

6.次生木質部的管胞有緣壁孔（註4），大多数限見于徑向壁上在管胞壁上有緣壁孔的出現，乃是和裸子植物相近的証据；

7.种子不是產生在球果中，或任何形式的花序中，而是生在僅作微小变形的或完全不变形的叶子上（圖13—49）；

8.种子很象現代苏鉄的种子(圖13—50右，及比較圖13—68)；

9.產生花粉器管，依目前所知，为具有由許多層細胞所成的囊壁的小孢子囊，生于另一些叶子上，有时集在一起，成为聚合囊，和蕨类者相似（圖13—50左）。



圖 13—49 种子蕨类的一种（*Emplectopteris triangularis*,三角纏脉羊齒，下二叠紀)的复原圖，示种子的着生情況（依 Halle）

（註3）初生木質部可分为兩部分，即原成木部和后成木部。前者是最初生成的部分，后者是隨后生成的部分。原成木部以纖狹的环数較疏的环紋管胞或導管（有时連導管也沒有）为特征，后成木部則具有口徑較大环数較密的环紋（以及螺紋）管胞和導管。初生木質部中的原成木部和后成木部的比較位置，为植物系統学上重要事实之一。凡后成木部僅在原成木部的內方發生，并依向心方向增長，致使原成木部位居木質部（初生木質部）的最外部者，叫做外始式（或外位束）（圖13—51之1及2）。这是植物系統上最原始的構造，根或石松屬的莖有之，有时也可見于羊齒类之莖。反之，凡后成木部在原成木部的外方發生，并依离心方向增長，致使原成木部位居初生木質部的最內部者，則称曰內始式（或內位束）（圖13—51之4）。这是植物系統上最高級的構造，可見于种子植物之莖。此外，有时后成木部同时發生于原成木部的內、外兩方，并各依向心的及离心的方向增長，遂使原成木部的內、外兩方，都有后成木部，而它本身則位居于內外兩方的后成木部的中間。这叫做中始式（或中位束）（圖13—51之3），是植物系統上介于外始式和內始式之間的一种構造，蕨类植物的莖大多数皆含有中始式的中心柱。

（註4）壁孔是細胞壁几乎全部增厚后所遺留下來的小孔狀薄壁部分，为細胞与細胞間傳導溶質之处。它可分緣壁孔、單壁孔及半緣壁孔三类。緣壁孔是導管和管胞所特有。它的特征是孔的四周具有特别增厚的边緣（圖13—52）。裸子植物的管胞多是緣壁孔（針叶植物的木質部是由管胞所組成；其管胞的徑向壁（側壁）



圖 13—50. 左，种子蕨类的一种（*Calymmathotheca hoeninghausi*）的雄孢子叶，其中生于枝頂者帶有小孢子囊。右，同上的种子的縱剖面。ПК-儲粉室；ПЛ-壳斗（依Дазитащвили）



圖 13—51. 中心柱的常見类型示意圖

1—原始中心柱；2—管狀中心柱；3及4，網狀中心柱。其中1及2为外始式；3为中始式，4为內始式。e—表皮；i—內皮層；p—韌皮部；x—木質部；m—髓；f—初生木質部；s—次生木質部；在初生木質部中，有×符号处为原成木部，其余为后成木部。（轉錄自池野成一郎書中插圖的一部分）

上，布滿具緣的壁孔）；在蕨类植物及其他較低等植物都少見（蕨类植物等只有环紋、螺紋及梯紋管胞）。單壁孔为薄壁組織和形成層等所特有，在導管与管胞中通常是沒有的。它和緣壁孔的区别，是在于孔的四周沒有顯著的凸起边緣。至于半緣壁孔，則是在導管（或管胞）和薄壁組織細胞間的壁上形成的，僅在導管（或管胞）这面見有凸起边緣。

綜观上述各点，可以看出种子蕨类一方面具有裸子植物的特点，同时又有許多方面和蕨类具密切关系。就外型上說，除生种子外，它頗和蕨类相似。在解剖的構造上說，由于維管束屬于中始式等理由，类似蕨类，但同时，由于肥大生長而成的后生組織，其形态却又頗与苏鉄类的莖相近。所有"种子蕨类"或"苏鉄蕨类"之名，即由于这些过

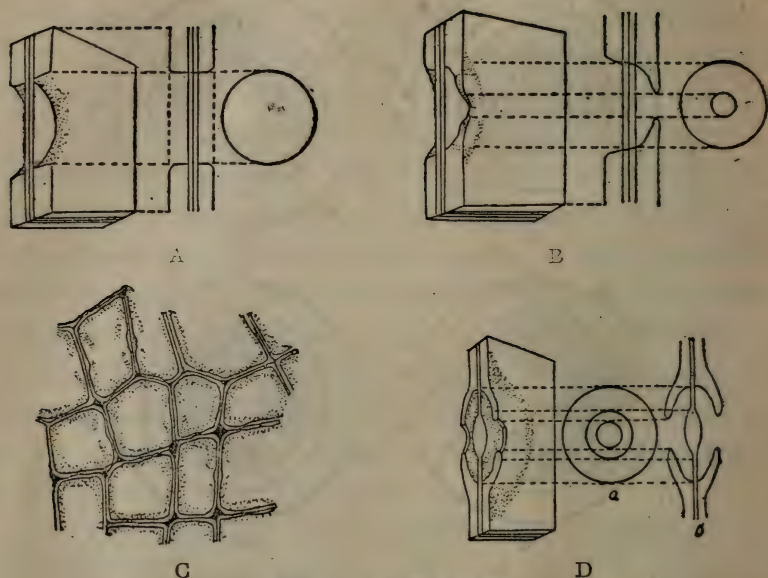


圖 13—52. 壁孔構造

A—單壁孔剖面的形狀； B—半緣壁孔之剖面圖； C—緣壁孔之概观； D—緣壁孔之圖解：*a*—平面； 6—切面

渡性質而起。因此，这类植物在植物系統学上，至堪注意。种子蕨类无疑是裸子植物中最原始的。它可能由泥盆紀的異孢子型的蕨类植物進化而來。而由种子蕨类又產生了苏鉄类和拟苏鉄类。

（2）种子蕨类举例　种子蕨类在古生代后期十分發达，种类很多，古生代种子蕨类中經研究比較上最清楚者，要算下列“一种”：

Calymmathotheca hoeninghausi

特征　这植物屬于 Lyginopteridaceae 科的一种。它的莖叫做 *Lyginopteris oldhamia*，已知者一般不粗大，最大者直徑只有4厘米（較大的莖也許是有的），而最小者僅約2毛米。莖的中心有一大髓（圖48之 P），髓外有5—8个維管束包圍着，構成中心柱。初生木質部里面，后成木部向原成木部（*P* X）的內外兩方向發育（a,b），形成所謂“中始式”。此外尚有形成層（l,k），司莖的肥大生長，由此而生的后生組織（c,sp）的形态，極似苏鉄类莖中所見的組織。

这种植物的叶体很大，長可达1米。它們以螺旋狀排列形式自莖生出，形态复雜。各叶体有一柱狀主軸，軸面滿布着"含腺小刺"，失落后即遺留无数小点痕。羽片相对地排列，以近于直角从羽軸射出。小羽片为分裂成小片的楔形小叶，从小羽片軸（最后羽軸）以互生狀态生出。如最初誤定为蕨类植物的*Sphenopteris hoeninghausii*，即系屬于这种植物的叶子。

本种的种子，叫做 *Lagenostoma lamaxi*。它外有一碗狀器包圍着，叫做壳斗（圖13-50右圖的ПЛ）。这壳斗其后裂开，露出所包含的种子。种子的構造，最外有包膜，里面包含一个大胞子囊。包膜的大部分，和大胞子囊的膜壁合着，僅其上部和它分离。又大胞子囊的頂部，有圓錐形的突起；突起的外面，有一障壁

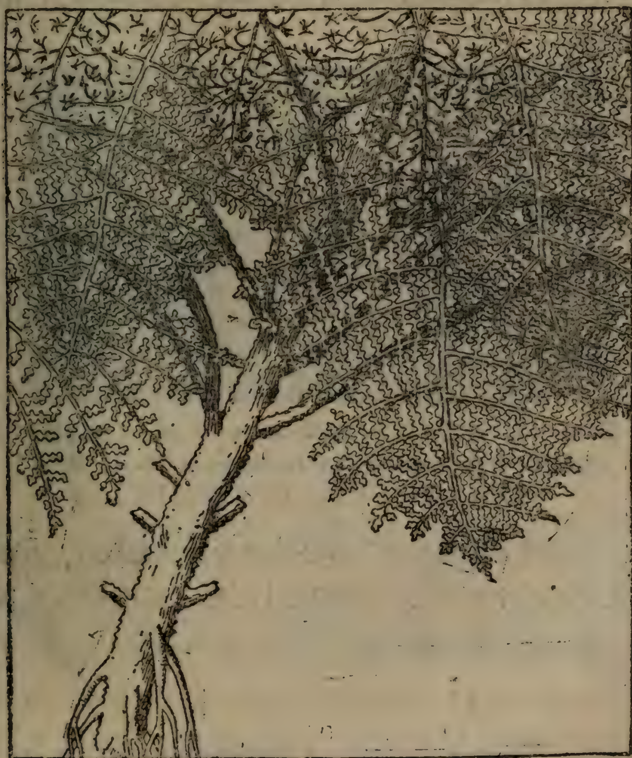


圖13—53. *Calymmathotheca hoeninghausi* 的一般形态（轉錄自 Давиташвили 書中插圖）

狀的壁膜圍着。这壁膜和突起之間的狹隘間隙，是为授精的目的而入內的小胞子停留處，往往在其中可以見到小胞子，因此叫做儲粉室(圖13—50右圖的ПК)。

被信为屬于 Lyginopteridaceae 科的雄性生殖器官之一者，叫做 *Crossotheca*，它可能屬于和 *Calymmathotheca hoeninghausi* 有关的一些不能鑑定的种子蕨类。它每一雄性器有数个小胞子叶(雄蕊)，各小胞子叶具有長柄。从叶片里面的边緣，懸垂着6—7个小胞子囊。囊長約3毛米，成熟时略向外屈曲(圖13—50的左圖)。

关于本"种"的全形可看圖13—53。

时代及產地 *Calymmathotheca hoeninghausi* 見于英國下及中石炭系，以及欧洲大陸和北美的时代相似的陸相地層中。在中國也曾發見过可能和它近似的枝叶，即 *Sphenopteris* (? *Lyginopteris*) *leei* (李氏楔羊齒)(圖13-54)，見于广西柳城的下石炭系頂部。

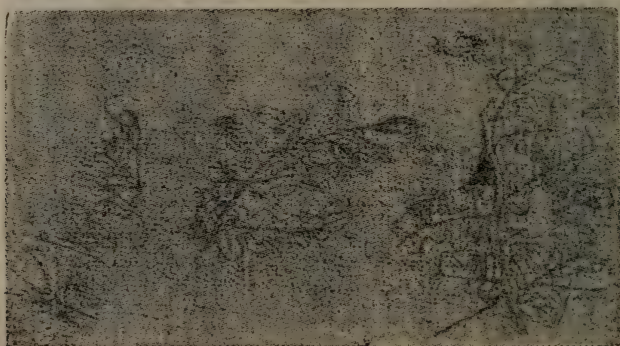


圖 13—54. 可能和*Calymmathotheca hoeninghausi* 相近似的一种枝叶，名*Sphenopteris* (? *Lyginopteris*) *Leei*。產于广西柳城大埔的下石炭系頂部(依斯行健)×2

(3)可能屬于或部分屬于种子蕨类的常見蕨狀叶 如前所述，从石炭二叠紀地層中所見的大量蕨狀叶化石，其中有很大部分实系(或可能)屬于或部分地屬于种子蕨类，下列几个"形屬"便是一些常見的例子：

1. *Pecopteris* (櫛羊齒屬)

这一形屬所包括的蕨狀叶，除許多屬于蕨类外，也有不少屬于种子蕨类的。

它在种子蕨类中，为 Lyginopteridaceae 科的典型叶型之一。其詳細描述，已見本節第四目中，这里不再重复（圖13-38之 I，J 及圖 13-39）。

2. *Neuropteris*（翅羊齒屬）

屬于这一“形屬”的蕨狀叶，是种子蕨类中Medullosaceae 科的主要叶型之一，其特征等方面，已詳述于本節第四目中（圖13—38之E 及圖13—40，13—41）。

3. *Sphenopteris*（楔羊齒屬）

本“形屬”所包括的蕨狀叶，一部分屬于蕨类，另一部分則屬于种子蕨类。在种子蕨类中，它也是 Lyginopteridaceae 科的典型叶型之一。其特征已詳見于本節第四目中，不再重述（圖13—38之 C，D 及圖13—42）。

4. *Emplectopteris*（纏脈羊齒；希腊文empleco—纏結）

特征 小羽片基部全部附于羽片軸上，并和鄰側的小羽片稍微相連。中脉常弯曲，不甚明顯。側脉都是自中脉射出的，并分叉而成網狀。在每一羽片之下，有一和普通叶子形狀不大相同的叶子，直接生于主軸之上。叶子上面會發現过生有种子，故顯然（至少一部分）屬于种子蕨类。

时代及分布 中石炭紀至二叠紀，在華夏植物区为特殊植物之一。如中國山西太原附近的下二叠系中即會發現过（圖13—49）。

5. *Glossopteris*（舌羊齒屬）

特征 这一类型的蕨狀叶，是產于南半球的一科种子蕨类的代表之一。它的叶是單的（圖13—55），大小自数厘米至十余厘米或更長，全緣，通常为舌狀（故有“舌羊齒”之称； glossa 是希腊文“舌”的意思），也有作卵形，綫形或别的形狀的。叶的頂端通常圓鈍，下部逐漸收狹，最后并变成一短柄；但也有不具叶柄的。叶的中脉明顯，有些直达叶頂，也有些到叶的上端即分散。側脉通常以一銳角从中脉射出，作波狀弯曲，并因此而致相鄰兩脉互相接連起來，構成網狀。生殖器管还未十分明确。

时代及地理分布 *Glossopteris* 是石炭二叠紀时貢瓦那区的典型植物之一。其生存时期自上石炭紀至三叠紀；而以石炭二叠紀之間为最常見，至二叠紀和三叠紀間已很少。这一"形屬"在欧美区及華夏区，均未發現过。

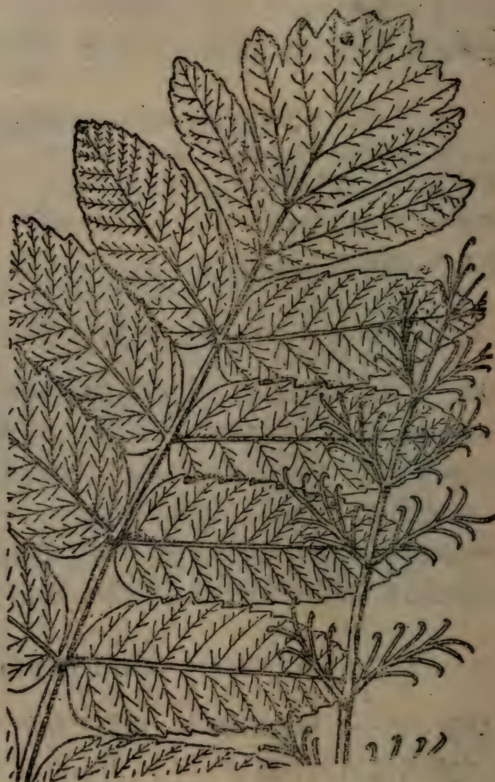


圖 13—55. *Glossopteris*（舌羊齒）。（依Давиташвили）。

圖 13—56. 大羽羊齒的一种（*Gigantopteris nicotianefolia*，烟叶狀大羽羊齒，上二叠紀标准化石）的复原圖。注意叶端正在分裂及尚未分裂部分，顯示叶子發育是从叶基到叶頂的

6. *Gigantopteris*（大羽羊齒屬）

特征 "叶体"很大（希腊文 gigantos 为"巨人"之意）。

最大者寬度可达30厘米以上；二次或三次羽狀分裂（圖13—56）。羽軸很粗，寬可超过 1.5 厘米，上有縱紋。小羽片通常为对生，有时为“半对生”；互相緊接，时或略相重叠。它們和羽片軸通常作 40°—80° 的交角，沒有柄，大小变化甚著，最長者可至15厘米。小羽片的形狀也多变化；由長橢圓形至劍形，有时卵形或圓形，但皆在基部驟然收縮，以一点附着主軸之上，而頂部則一般縮尖較緩。小羽片的边緣多数有大的鋸齒，或成羽狀裂片，但也有僅作輕微的波狀，或甚至于全緣的。每一

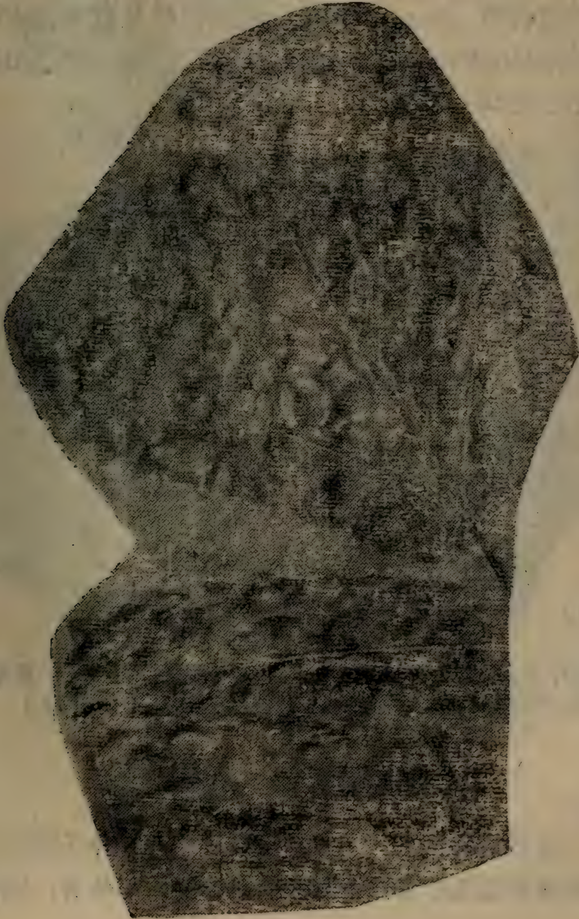


圖 13—57. *Gigantopteris nicotianaefolia* 羽片的一部分產于山西太原上二疊系。（依Halle）

鋸齒或裂片，有时長可达 1.2 厘米；頂端尖銳，并指向前方。中脉甚強，直达小羽片的頂端。側脉和中脉成45°—65°的交角；直，或僅向前微弯，直达小羽片边緣上的鋸齒的尖端（圖13—87）；每一鋸齒即有一条側脉。第三次脉从側脉分出，和側脉成45°—60°的交角。从第三次脉又分出第四次更細的脉，这些更細的脉很快地繼續分出更小的次脉，并值此互相联結，構成網狀（圖13—58）。網格为狹長的四方形或短多角形。这一类型的蕨狀叶，大約屬于种子蕨类。

时代及地理分布 *Gigantopteris*是东亞古生代末最特殊的植物，同时也是華夏植物区的代表植物，广見于中國上二叠紀煤系及其相当的地層中（圖13—58）。

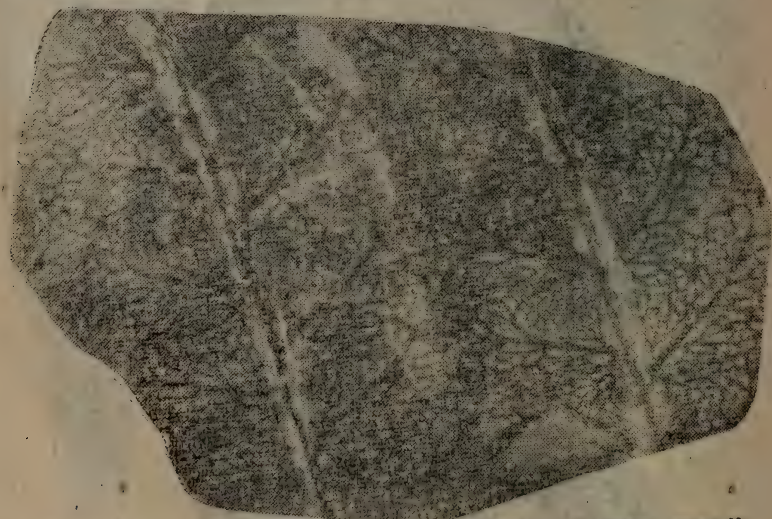


圖 13—58. *Gigantopteris nicotianaefolia* 小羽片的一小部分，詳示其網狀的叶脉，×4，產于山西太原上二叠系（依Halle）

二、科達樹綱（Cordaitales）

（1）一般形狀及生态　在古生代后期，和种子蕨类伴生在一起，共同構成石炭紀煤澤森林中的种子植物的大部分者，还有一种乔



圖 13—59. *Cordaites*（科达樹）复原圖。（依 Лавиташвили）

木的裸子植物，叫做科达樹类。这类植物和松柏类極相接近，故也有譯名为"亞松柏类"的。它們具有高大的樹干，最長者可达 15 米以上，直徑最大可超过 1.5 米。它們在石炭紀極为繁茂，密生成林，但入中生代不久，即完全絕滅。常为單干矗立，而小枝密生頂端（圖13—59）。叶为單叶，全緣，大小不一，形态也多变化。

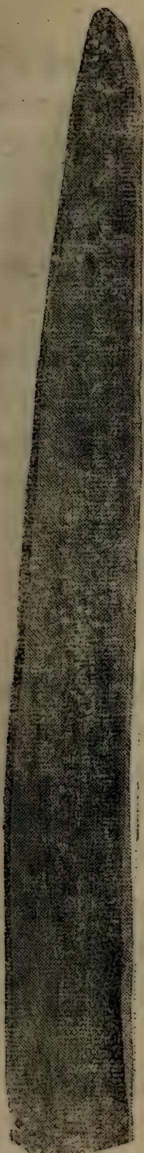
（2）典型代表　玆以其中最常見的一屬为例，說明科达樹类的特征如下：

Cordaites（科达樹屬）



圖 13—60. *Cordaites* 的叶形一斑。左，長帶形，右，短寬形。（依Steinmann）

圖 13—61. *Cordaites*的帶叶枝及花序。（依Grand'Eurty.）



特征 *Cordaites*（这屬名来源自 Corda，一个古植物学家的姓）化石最常見的部分为它的叶。这种叶很大，为狭長的帶狀，最長者可达一米。叶的最寬处在中部，而向上下兩端逐漸收尖（圖13—60之左）。最标准的叶形为綫形，有时也作其他各种不同的形狀，如披針形，長帶形等。有些叶的頂部收尖至成矛狀，但也有具鈍的或圓形的叶頂者；此外，又有些叶变化成寬的扇形，其頂部且分裂而成数条裂片。*Cordaites* 的叶一般沒有中脈，而只有一列纖細的平行脈，通过全部叶身。叶脈有时很密，可以达到每一厘米20—34条。又有时，在主脈和主脈之間，还有密排的縱紋，它們和主脈平行，但比主脈还要纖細。这些縱紋并非眞正的叶脈，故另名“次脈”（圖13—62右）。在化石中，有时可見叶的表皮層上蓋有一層相当厚的角質層。叶緣沒有鋸齒。叶的下端，原为附着于莖的地方，有一叶基，大多数作橫長的橢圓形；叶脫落后，在莖上留有橫扁形的叶痕。叶在小枝上依螺旋狀叶序生長（圖13—61），叢集樹頂，構成冠狀（圖13—59）。*Cordaites* 的樹干，里面有巨大的髓。木質層或厚或薄，但通常沒有年輪。



圖 13—62. 科达樹的一种（*Cordaites principalis*，中石炭紀至下二叠紀）
左—叶片的上段；右—同一种的叶放大，示主脈間的“次脈”，×5。此二标本皆產于山西太原下二叠系（依Halle）

Cordaites 的孢子叶球或花，叫做 *Cordaianthus*（科达樹花，字源自希腊文 anthos—花），作柔荑花序，長可10厘米以上，生于莖上的叶間（圖 13—61）。脫叶的莖通常可見有小而圓的花痕，位于較大的横扁形的叶痕之上不远之处。花粉为一球狀体，很大，其最大直徑通常可达 100 微米；具有翅。种子有些叫做 *Cordaicarpus*（科达樹种子，希腊文 Carpos—果实），大小不一，作心臟形。

时代及地理分布 *Cordaites* 最盛見于石炭紀，至二叠紀漸衰（主要时代是下石炭紀至下二叠紀）。它是欧美区的顯著植物之一；也广見于華夏区的东亞（在这地区它生存延至上二叠紀）。在这些地方的石炭二叠紀頁岩和砂岩中，有时保存有 *Cordaites* 的大量叶部化石，縱横交錯地，把一塊大的石塊完全占据着。惟因叶身很長，罕有完全的（圖13—62左）。

第五節 中生代的植物

（一）中生代植物的一般情况

中生代的时候，古生代植物大部衰退，而代以較新型的植物，繼之而起。以前的种子蕨类，到这时演化为二类，即苏鉄类和拟苏鉄类。中生代前曾有"苏鉄时代"之称，就是因为苏鉄类繁茂之故。不过事实上，有很大一部分从前認为苏鉄类者，实际上是屬于拟苏鉄类。

拟苏鉄类是一群和苏鉄类有着血統关系的裸子植物，現今已經完全滅絕。它通常和現今尚有活的代表的苏鉄类，彼此混称，其实它們虽然同为裸子植物，叶的羽狀分裂形态彼此也相同，但二者間实有顯著的差别（詳后）。

此外，别的裸子植物如銀杏类和松柏类，以及蕨类植物等，也都是組成中生代植物群的重要成分。

（二）中生代的蕨类

一、中生代蕨类举例　　古生代的蕨类，到了中生代时，業已逐漸

消滅，而代之以新的类型。下面所举，是它們中常見的例子：

Coniopteris（錐蕨屬）

特征 *Coniopteris* 的叶体为多次羽狀分裂。羽片以較大的銳角从上一級羽軸射出，左右互生，細長作綫狀，兩边平行，末端尖銳。小羽片形狀变化不一，一般为 *Sphenopteris* 型，即基部收窄而呈楔狀。具卵形或橢圓形的輪廓，边緣分裂甚深，致成狹長裂片，其長度比寬度大数倍，末端圓鈍或尖銳。叶脉形狀也和*Sphenopteris* 的相似。每一小羽片有一中脉，側脉以一銳角从中脉射出，互生，伸达裂片的尖端。生殖叶的小羽片多退化，它的每一裂片都收縮到僅余一脉。孢子囊堆即生于該脉的頂端，部分地包在杯狀孢子囊蓋中。

时代及分佈 *Coniopteris* 見于侏罗紀，在世界上分布很广，为一世界性的侏罗紀标准化石。我國及东亞其他地方如朝鮮，日本，以及中亞一帶的侏罗系中，即常有發見（圖13—64）。

二、中生代蕨类的常見叶型 中生代蕨类的叶部化石中，也有



圖 13—32．錐蕨的枝叶，以*Coniopteris hymenophylloides* 为例）
a—营养叶；b—生殖叶；c—为圖b中的一小羽片放大。化石產于英國約克郡（Yorkshire）的中侏罗系。（依Seward）

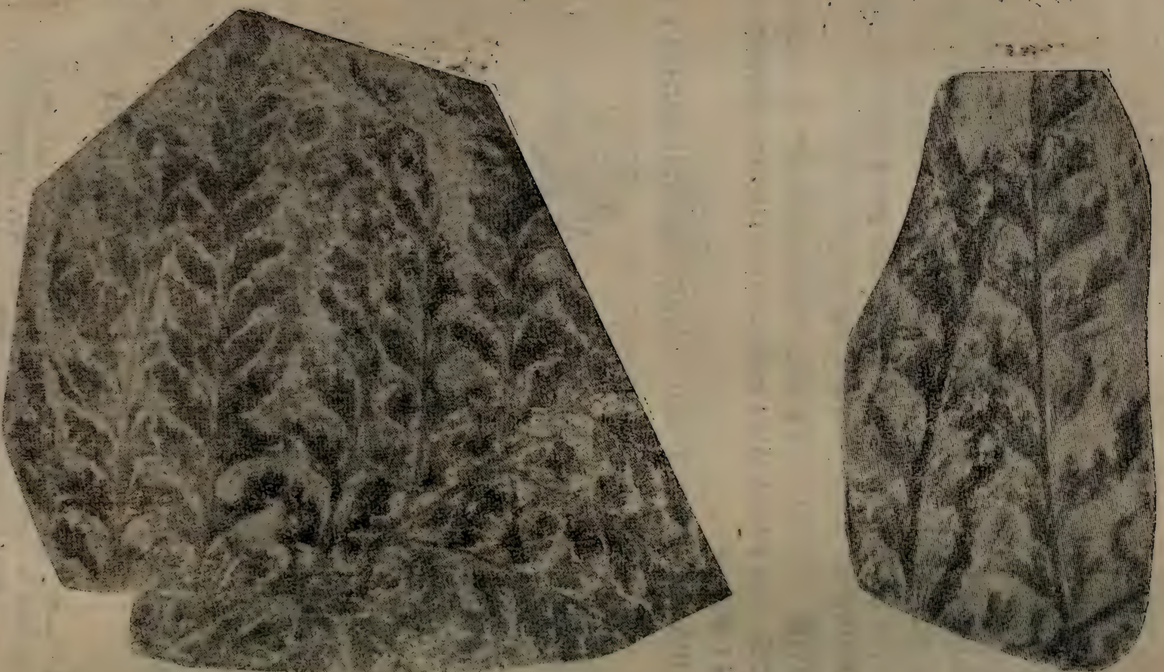


圖 13—64．錐蕨的一种(*C. hymenophylloides*)。左圖为营养叶，×1，產于河北齋堂；右圖为生殖叶，×3，產于山西大同。皆为中侏罗紀或下侏罗紀上部



圖 13—65. *Cladophlebis fangtzuensis* Sze. 化石產于山东坊子侏罗系中。(依斯行健)

一些是既見于这一植物，也見于其他植物的叶型。下列的一"形屬"，即是最常見者：

Cladophlebis (支脉蕨屬，希腊文 ciadi为"枝"有"分枝"之意 phlebos为"脉")

特征 这一叶型，叶体二次至四次的羽狀分裂。小羽片和古生代的 *Pecopteris* 相近似，但常較大，作綫形、三角形、或弯曲作镰刀形。它們以全个基部附着于羽軸之上，頂端尖銳(圖13–65)或鈍圓(圖13–66)，边为全緣，或呈鋸齒狀。中脉明顯，側脉依二叉式分叉一次至多次(圖13—66)。

*Cladophlebis*是中生代薇科(Osmundaceae)中最常見的屬之一。但这样的叶型也見于别的植物，故是"形屬"。

时代及地理分布 这一叶型見于二叠紀至下白堊紀，而以侏罗紀为最發育。它在世界上分布甚广；在中國中生代含煤地層或其相当地層中，为最常見的蕨类化石之一（圖13–65,13—66）。

（三）中生代的裸子植物

中生代的裸子植物，可依苏鉄、拟苏鉄、銀杏及松柏諸类，分别举例如次：

一、苏鉄綱（Cycadales）

（1）苏鉄类的一般特点　苏鉄类植物，其形态可以把今天在華南一帶所見的苏鉄(*Cycas revoluta*，也称鳳尾松)(圖13—67)作例來



圖 13—66. *Cladophlebis shansiensis* ×3，產于山西大同侏罗系或下侏罗系上部（轉錄自斯行健等書中插圖）

說明。这类植物在中生代时，十分繁盛。它曾分布世界各地，甚至及于南極洲和格陵蘭。今天在地球上的热帶和亞熱帶各地生長的苏鉄类，便即为它們衰退以后所遺留的最后的有限种屬。苏鉄类通常具有一短而粗的莖，作塊狀或柱狀，分枝極少，或完全不分枝。叶为一次羽狀复叶，頗大，有長达 3 米者，大都叢生于莖頂。它的角質層很厚，頗堅硬，幼时作捲渦狀，有如蕨类的一样。球果为圓錐体形，生于莖頂（种子構造見圖13—68）。

苏鉄类和后述的拟苏鉄类有許多对立的特点，可为二者鑑别的根据。苏鉄类有着如同很多别的裸子植物所有的共同特征，表現在它們的叶子的構造上。这就是：（1）气孔的保衛細胞之旁，有数个副衛細胞，排成一环；这些副衛細胞不是發生自和保衛細胞同一母胞的；（2）保衛細胞没有角質層加厚。此外，还有一些非經常性的特点：（1）气孔的方位不規則；（2）表皮細胞并不顯著地排成行列；（3）表皮細胞的壁通常是直的。



圖 13—67. 現代苏鉄类。
A, B,苏鉄 (*Cycas revotuta*):

A—雌株的全形, 約×1/15; b—發育完全的葉; b'—尙捲曲的葉; B—雄株的末端, 去葉以示生在莖頂的球果。約×1/5。bb—葉落后所留的葉基。C、D,塊莖狀的苏鉄之一种 (*Zamia integrifolia*)。C—帶二胚珠(s)的孢子葉, 从軸(a)生出, ×1/2, (从上面看); D—雌株球果的外形, ×1/3。(依Steinmann)



圖 13—68. 苏鉄的胚珠(大孢子囊)構造圖解

a—胚乳; б—雌器; в—珠心; г—珠被, 珠被內層与分枝維導束; д—雌器室; e—珠孔 (依 Жуковский)

(2)中生代苏鉄类的常見叶部化石　　中生代地層中所發現的苏鉄狀化石,虽然已証明其中有很大一部分实系屬于拟苏鉄类,一如前述。但这一时期之确有眞正的苏鉄类和拟苏鉄类同时存在,仍被充足的証据所証明。苏鉄类化石沒有如同拟苏鉄类那样以細致的矽化莖干來堂皇壯丽地炫耀自己,但它們的遺跡仍是顯然可見的。它們的存在可从确屬于苏鉄类的生殖器官及表皮碎片得到証实,而尤以叶部化石最为常見。

中生代苏鉄类的叶部化石,可依它們的形态分为許多叶型;下列一屬,即其最常見者之一:

Nilssonia（尼氏苏鉄屬）

特征 叶片通常作羽狀分裂，但也有不分裂（或偶而分裂）而呈綫狀或披針狀的。有时僅上端分裂而基部或下大半部不分裂，变化不一。分裂出來的裂片生于中軸的腹面（即上面）（圖13—69），和中軸近于直交，作綫形或舌形，上有平行叶脉，自中軸生出，并和中軸近于垂直。有的叶脉不分叉，也有分叉一次或多次的。

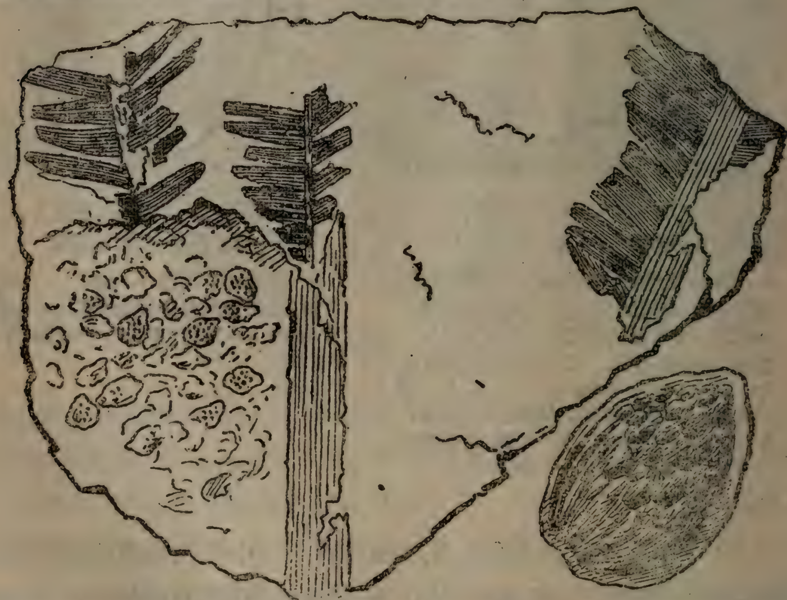


圖 13—69. 尼氏苏鉄之一种（*Nilssonia pterophylloides*），旁有种子（但也有人認为这"种"的生殖器官尙未明了，这未必是种子云）。b，一顆种子（？）的放大圖。（依Nathorst及Schenk）

本叶型特征和下述的 *Pterophyllum* 叶型，最易相混。*Nilssonia* 的可作为与 *Pterophyllum*相区别的重要叶部特征，除了（1）上述的細裂片生于中軸的复面（上面）这一点外，还有（2）表皮層構造比較簡單，并和一般苏鉄类、以及別的裸子植物如銀杏类及松柏类者相似，而 *Pterophyllum* 的表皮層構造特点，則基本上与它所屬的拟苏鉄类者相符合（参考468—470頁）。

时代及地理分布 这一叶型在三叠紀至第三紀时，广布世界各地。中國各省的中生代煤系及其相当地層中，都有發現(圖13—70)。此外也偶見于少数地方的二叠紀末期地層中。



圖 13—70. *Nilssonia* of. *acuminata* (河北門头溝中侏罗系或下侏罗系上部)(轉錄自斯行健、徐仁書中插圖)



圖 13—71. 拟苏鉄类的一种(*Williamsonia sewardiana*) 复原圖。(依Sahni)

二、擬苏鉄綱(Cycadeoidales; Bennettitales)

(1)拟苏鉄类的一般特征 拟苏鉄类虽然在今天已經沒有活的代表，可是它們的化石很多。这类植物在三叠紀至下白堊紀之間这一时期内，至为繁茂，种类也多。它們的莖大多数很短，作塊莖狀(圖13—72)；

枯落后的叶，其基部有痕跡殘存，掩盖莖的全面，这一点和今天的苏鉄类相似。此外也有具高柱狀的干，其頂部叢生多数的叶者（圖13—71）。拟苏鉄类的球果为圓錐体形，形似花（圖13—73），有柄狀的"花梗"，自莖的側部發出，雜生于叶間（圖13—72）。这和苏鉄类的球果生于莖頂者（圖13—67），顯然有別。在有些拟苏鉄类的这些圓錐狀的"花"內，具有雌雄兩器官（即所謂兩性球果），这和被子植物的完全花或兩性花相近似。今天的有花植物，即系由这类植物進化而來；而拟苏鉄类的本身，則有"中生代的有花植物"之称。

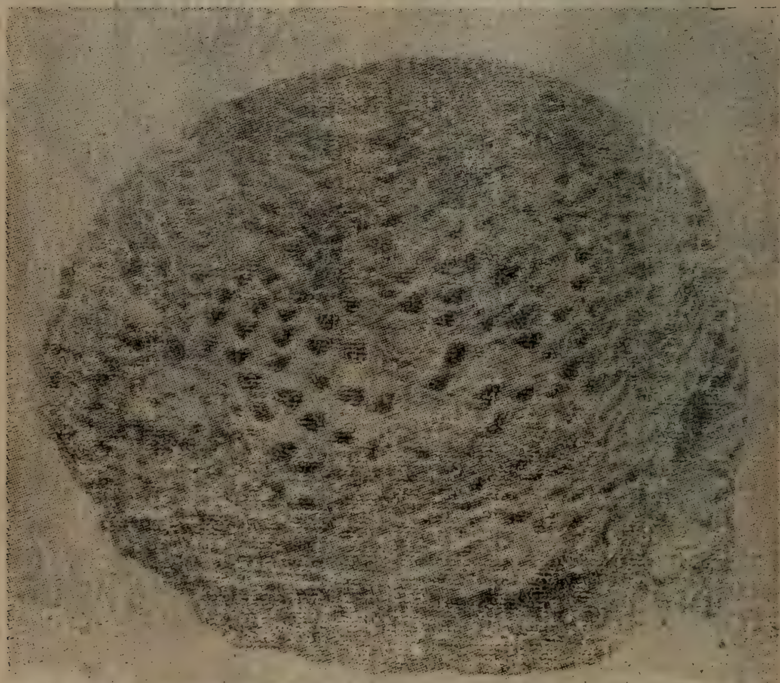


圖 13—72. 拟苏鉄类的另一种（*Cycadeoidea dacotensis*）的不分枝樹干側影，示其上的数个"花"芽。約×1/5。（依 Wieland）

（2）和苏鉄类的区别

拟苏鉄类和苏鉄类的基本区别，可分別見于球果的構造和叶的表皮層構造兩方面：



圖 13-73. （*Cycadeoidea dacotensis* 上侏罗紀）的"花"的構造。
1—未开的花复原圖 外面是披毛的苞片；近中軸处是卷曲的、結構十分复雜的小孢子葉（雄蕊）；在中部是錐形花托，上有胚珠（稍微縮小）。2—已开的花略圖．中有一片已展开的，另一片仍卷曲的小孢子叶（依Wieland）

拟苏鉄类的球果系一花狀器官，依拟苏鉄屬的球果化石为例，其構造甚为复雜（圖13—73）。它有一肥大花梗，上有螺旋狀排列的苞（“花被”），苞片上有毛茸密生；这些苞片实际上是营养叶。花的中央，有由孢子叶球的軸的圓錐形末端所形成的原始型的花托。花托外面依螺旋狀排列着很多由大孢子叶退化而成的長柄，柄端各有一大孢子囊（胚珠）。这些退化的大孢子叶和无孢子的狹叶互生；后者末端变大，具有保护胚珠的作用。苞与花托之間，有小孢子叶（雄蕊），由花托的基部發出，其柄相合而成鞘狀。这种“花”的構造，和現代的被子植物的木蘭屬(*Magnolia*)（圖13—86）者相近似。而苏鉄类的球果，則構造比較簡單，和別的裸子植物更較相近（見圖13—67）。

其次，叶的表皮層方面的差異，也是拟苏鉄类和苏鉄类的基本区别之一。在拟苏鉄类的叶中，主要的特点計有：（1）气孔的保衛細胞之旁，有一对發生自与保衛細胞同一母細胞的副衛細胞（圖13—74）；（2）保衛細胞的壁，有厚的角質層。此外，还有下列几个比較次要的特点：(1)气孔的横向与叶脉正交；(2)表皮細胞排列成整齐的行列；(3)表皮層細胞的壁通常是波狀弯曲的而不是直的。

（3）拟苏鉄类的代表屬　比較地詳細研究过的拟苏鉄类化石，可以下列二屬为代表：

1. *Williamsonia*（威氏拟鉄苏屬）

特征　*Williamsonia*是威氏拟苏鉄科（Williamsoniaceae）里面的大而重要的一屬。它的植物体的最大特点（也是同科各屬的共同特点），是一般地瘦長，并常开叉。莖高自1米余至2米以上。莖上密排着依螺旋狀排列的菱形叶痕。莖顶蓋着濃密的叶冠。叶大，作簡單的羽狀分裂。植物的外形，頗和今天所見的苏鉄类者相似（圖13—71）。生殖器官，即通常叫“花”者，是單性的。

时代及分佈　見于上三叠紀至白堊紀，而以侏罗紀时分布最广。它的莖部的完好化石曾發現于印度Rajmahal山脉及英國約克郡（Yorkshire）等地的侏罗系中。它的“花”的完好的矽化化石曾發見于英國約克郡、苏格蘭等处（在这二处皆見于侏罗系）。叶部化石則常大量地見于世界各处(因其形态而別为各种叶型)。

2. *Cycadeoidea*（拟苏鉄屬）

特征　*Cycadeoidea*是拟苏鉄科（Cycadeoidaceae）的主要屬。这屬植物的莖

常肥而短，作准球形，拟卵形或短柱形（这是拟苏鉄科和上述的威氏拟苏鉄科的最大区别之一）。莖的直徑自10厘米左右至50－60厘米上下，高度大多数不及1米，虽然偶也有高至3－4米的。有时，分枝为3—4个短莖，密集成叢地附于同一基莖之上。莖的表面，厚厚地被着一層長久保存着的叶基和多細胞的毛。“花”生于莖側。部分地陷入叶基層里面（圖13－72），兩性，它的構造已詳見圖13－73所示的一例。

时代及分佈 侏罗紀至白堊紀，尤多見于下白堊紀，莖部及“花”的完好化石曾見于欧洲及北美等地；叶部化石則已广泛地發現于世界各处，有許多叶型即屬之或部分地屬之。

(4)拟苏鉄类的常見叶型

拟苏鉄类植物体各部分的化石，以它們的叶部者为最常見。这些叶部化石每大量地和蕨类、松柏类、木賊类以及别的植物化石一起，發現于世界各

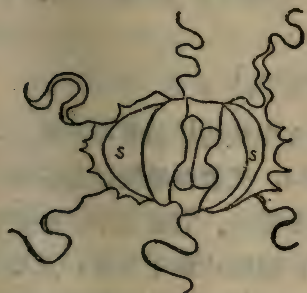


圖 13—74. 拟苏鉄类之一种（*William-sonia pecten*）的气孔：S—副衛細胞（依Thomas及Bancroft）

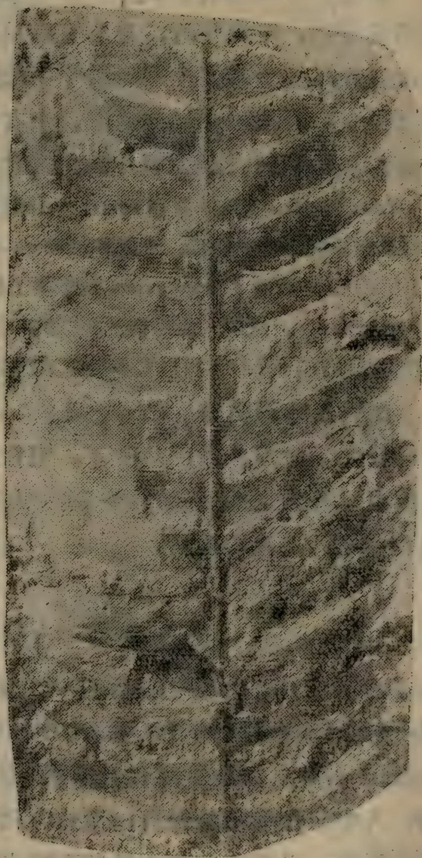


圖 13—75. 羽叶木的一种（*Pterophyllum nathorsit*，那氏羽叶木，上三叠紀至下侏罗紀）。此标本產于湖北当陽曾家窰下侏罗紀含煤地層中（轉錄自斯行健等書中插圖）

地如欧洲、北美(北至格陵蘭)、中國、印度、澳洲等处的中生代地層中。这些叶子可因其形态分为許多类型。其較常見的叶型,可以下列一屬为例:

Pterophyllum (羽葉木屬。希臘文pteron——羽)

特征 叶为羽狀 (圖13—75) 裂片为綫形或舌形,長方形以至扁針形或劍形,兩緣平行;也有它的扁針形細裂片的尖端略向前弯者。各細裂片以全个基部分别附着于中軸的兩側(这是和*Nilssonia*主要区别之一),大都和中軸相垂直。上有平行脉,簡單的或在基部分叉一次至数次,它們有时在裂片的先端也分叉。

*Pterophyllum*这一叶型和*Nilssonia*叶型有时頗易相混。除了上述的它的裂片附着于中軸兩側这一特点,可以和*Nilssonia*相区别外,准确的辨别在于表皮層特点上的差異,因为*Pterophyllum*者基本上属于拟苏鉄型,而*Nilssonia*則較簡單(参考頁464)。只有一点是彼此相似的,那就是*Pterophyllnm*的表皮層細胞壁也常常是直的,而不作如同大多数拟苏鉄类者一样的波狀弯曲。

时代及地理分布 *Pterophyllum*乃一分布甚广的叶型,可能代表一部分中生代拟苏鉄类的叶子。它自三叠紀至下白堊紀都有存在;二叠紀也时有之。中國各省的中生代煤系或其相当地層皆產之,也曾見于山西太原的二叠紀地層。

三、銀杏綱 (Ginkgoates)

(1) 銀杏类的一般特征　　銀杏类在今天的植物界中,只有一屬一种,即通常所見的銀杏 (*Ginkgo biloba*, 又名白果樹或公孙樹) (圖13—76)。但在中生代的时候,它却十分發达。它始見于二叠紀后期,入中生代后迅速發育,至中生代中期,發展达到了頂点,及后才漸趋衰落,以至于在今天只留下銀杏这一單型植物或孑遺植物。

現存的銀杏为大乔木,高至40米,直徑 2 米以上。它具有很多的單軸式分枝;莖的次生組織十分發育。叶子具有由各种不同程度的二叉狀分裂的裂片所合成的叶片,形作掌狀。雌雄異株。小孢子叶 (雄



圖 13—76. 現代的銀杏（*Ginkgo biloba*）

A-具有雌花的枝；B-葉；C-雌花，具有二个胚珠；D-成熟的种子。ar-假种皮，（依Gothan）

蕊）依螺旋狀分布在柔荑花序的軸上，而于小孢子叶的末端上生出由兩个小孢子囊所組成的囊堆（花藥）。大孢子叶呈小丘狀，每个大孢子叶上有兩个胚珠，但其中只有一个正常發育。

銀杏类化石最常見的是它的叶部，作掌狀或楔狀（圖13—76、13-77），頂部开展；基部收窄，甚或伸延变成一明顯的叶柄。頂部叶緣或为完全的，或为具有一个深度不一的缺刻，把叶片分为兩个大小約略相等的裂片。有时，这兩个裂片本身又可依二叉式或不規則地再作不同程度的分裂。在正常的情况下，叶片中央的缺刻最深。有时，叶片的缺刻很深，以致把叶片分成許多狹長的裂片。

銀杏类的叶脈，大多数依二叉式分枝，也有依假軸式分枝的。通常皆是有一对叶脈并排地从叶基伸入叶中。至叶片开始擴大处，即各自分叉。分叉后，位于內方的兩条支脈略相离开，繼續伸延（通常并再

度分叉），以达叶端。位于外方的兩条支脉，則可再度依二叉式分叉；或者更常見地，沿着下叶緣伸展，而向內方分出支脉。至于再次一級的分叉，則常依二叉式的了。在一切情形下，叶脉的尖端都不和叶的側緣相遇；叶脉和叶脉之間，也沒有橫的連接。

（2）銀杏类的代表屬　　下面所举，是銀杏类中最常見的一些屬：

Ginkgo（**銀杏屬**字源日文gingko）

特征　叶的大小及形狀和現今唯一殘存的种，即銀杏（*Ginkgo biloba*）相似。它有一長叶柄；叶片作半圓狀或倒楔狀。叶緣或为完全的，或为分裂很深的。虽然叶片的变化可能和現存的銀杏不相上下，但深裂者十分多見。具細長叶柄（圖13—77）。



圖 13—77. *Ginkgo digitata*（掌狀銀杏）（左）侏罗紀。（依Heer）
Ginkgo adiandoides（Unger）Heer（右），×¹/₁。（撫順漸新統）

許多学者把化石的*Ginkgo*叶子另名*Ginkgoites*（拟銀杏屬），即使二者間完全沒有区別。但也有把Ginkgo一名，同时用于化石植物者。

时代及地理分布　*Ginkgo*（或*Ginkgoites*）开始見于三叠紀后期或侏罗紀初期，直到現在。这是最老的現存植物之一，同时也可能是現存种子植物中的最老的屬，其分布曾經几乎遍及全世界，包括北極附近地区（如斯匹次培根Spitzbergen）、西伯利亞、日本、朝鮮及我國东北等处。自第四紀冰期以后，僅在中國有其子遺。

Baiera（綫銀杏屬）

特征　叶深裂，中間的裂口很深，几达基部，因此把叶片分裂成兩大片，分

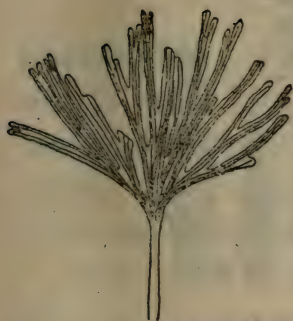


圖 13—78. 綫銀杏的叶形以*Baiera münsteriana*（上三叠紀至下侏罗紀）为例。（依Schenk）

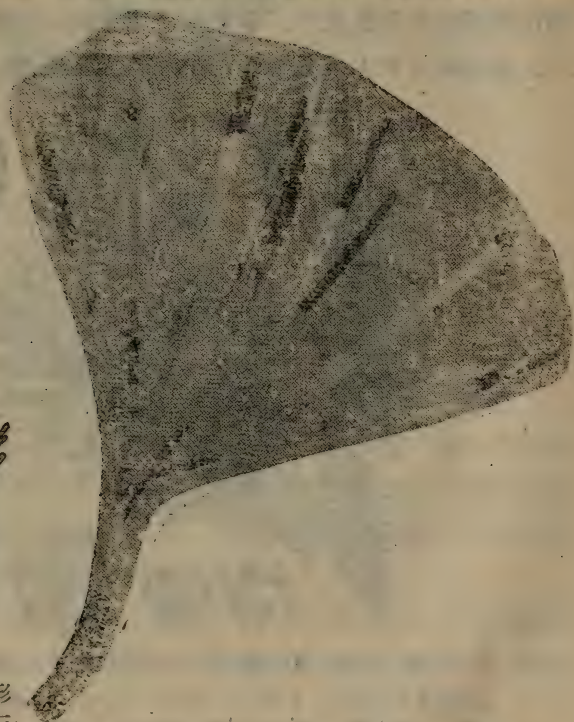


圖 13—79. *Baiera pseudogracilis* Hsu（山西大同中侏罗系或下侏罗系上部）。（依徐仁）

居兩側。每側裂片上，再有多数頗深的裂口，把它再分裂成許多細長的綫形小裂片。每一小裂片中，所包含的平行脉只有2—4条。叶有長柄，有如*Ginkgo*（圖13—78）。

时代及地理分佈 *Baiera*一屬，見于上三叠紀上部至下白堊紀。多發見于北半球。中國各省中生代含煤地層中多產之（圖13—79）。

四、松柏綱（Coniferales）

（1）松柏类的一般特点　松柏类是木本的裸子植物，通常体積巨大。大多数松柏类的叶都是針狀或鱗片狀（圖13—80），而与苏鉄类及銀杏类者顯然不同。叶在枝上多作螺旋狀排列。大多数松柏类的球果都是作單軸的圓錐花序。种子生于它里面的依螺旋狀排列的鱗片之上。这些鱗片在大多数屬中都是木質而堅硬的。

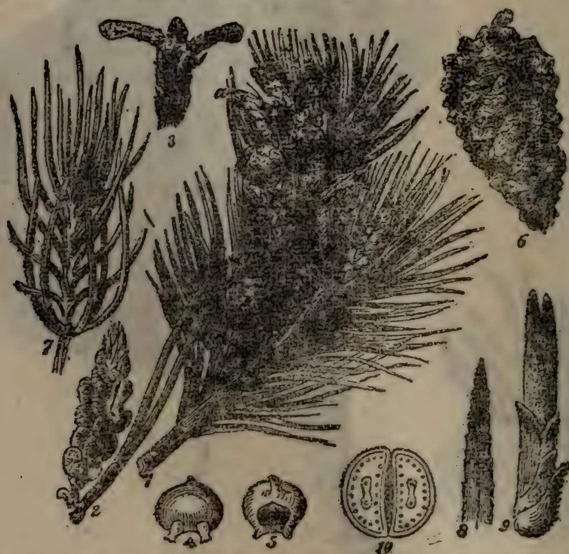


圖 13-80. 現代松柏类，松之一种（*Pinus sylvestris*）

1—帶葉及花的枝，×1/2；2—雄花，×1/2；3—雌花，×1/2；4—心皮，（从上看），帶有二胚珠，約×5；5—同上，从下看，約×5；6—成熟的球果，×1/2；7—籽苗；8——片苗葉，約×5；9——双發育中的葉，約×5；10——双成長的葉，約×8。（依 Fischbach）

（2）常見的松柏类化石　中生代地層中常見的松柏类化石不少，下列的是其一例。

Podozamites（莢叶木屬）

特徵　*Podozamites*是介于苏鉄类和松柏类之間的一种植物，从



圖 13—81. 莢叶木之一种（*Podozamites distans*上三叠紀至下侏罗紀（依Gothan）

前誤認作苏鉄类，故有这名（Zamia—現代苏鉄植物的一个屬名）。叶長形，似荳莢（Pod——为豆莢之意）（圖13—81），也有作披針形或卵形的。沒有柄，在莖上排列成螺旋狀，偶也有好象是羽狀排列的外观。叶中有平行脉，常纖細密排，在叶的基部或距基部不远处分叉，致呈微开散狀；到叶端时，則与叶緣交接。

时代及地理分布　最盛見于中生代，自上三叠紀至上白垩紀皆有，多產于北半球各地。中國各地中生代煤系或其相当地層中，即多見之（圖13—82）。



圖 13-82. 苏叶木的一种(*Podozamites lanceolatus*，披針形苏叶木，上三叠紀至下白堊紀)。此标本產于陕西北部上三叠系中
(依潘鍾祥)

第六節　新生代的植物

（一）被子植物概述

一、被子植物在新生代植物群中的地位　在植物進化史上最値得注意的現象之一，是当中生代后期的时候，被子植物(Angiospermae)在植物界中躍升到重要地位的迅速情况。被子植物也叫雌蕊植物或有花植物，是最高等的植物，在地球上出現也是最晚。这一类植物，在适应于陸地生活方面已达到極高的水平，它們在繁殖方面几乎完全脫离水。过去曾經一度昌盛的蕨类植物，入新生代后，已迅速退居次要地位，在目前其生長且限于溫暖的地帶。即使是在中生代曾占优势的裸子植物，到这时其生長和分布也受限制。僅被子植物能适存于各种不同的环境中，蓬勃發展，一直到現在，其数目之多，远远超过別的植物。总計現知的被子植物約有 200，000种，分屬于 8,000屬及300科，占全球現生植物的一半以上，其繁茂情况，及在新生代植物群中位置的重要，于此可以得見。

二、被子植物門的特征及其分类　被子植物既种类繁多，其形态差異也就極大。但无論形态变化如何，它們都有这样的一个共同特征：具有一种特殊的器官——雌蕊；它之所以也称雌蕊植物，即是此故。雌蕊是一个中空的、四面閉合的腔，由一个或几个联合的大孢子叶（心皮）所形成，內藏大孢子囊（胚珠）（圖13–83），所以这种植物又叫做被子植物。它和胚珠裸露的裸子植物的区別，就在于此。

被子植物門可分为二綱，即双子叶植物綱和單子叶植物綱。它們的典型性狀可分別概述如下：

双子叶植物綱（Dicotyledone）——双子叶植物的特点有：（1）胚有二个子叶；（2）通常有十分發达的主根；（3）莖中維管束作輪狀排列，有形成層，能進行次生加厚（因此維管束是无限的）；

（4）叶的形态是多种多样的，它們具有網狀脉序；（5）花是五基数的（5个萼片，5个花瓣，5或10个雄蕊，5个心皮）；（6）通常是重花被的（即有花萼及花冠）（圖13-84）。

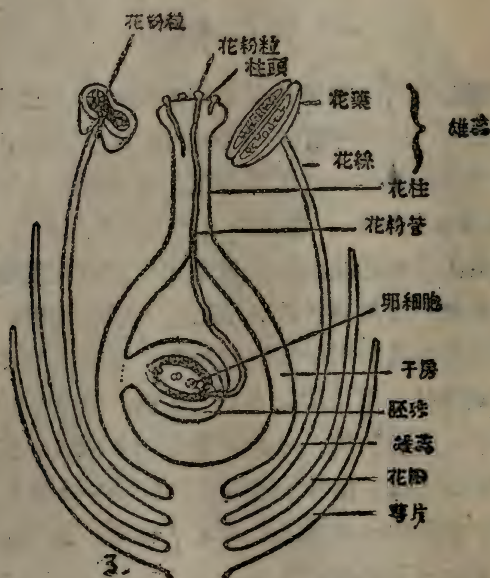


圖 13-83．被子植物的花的直立剖面（依Woodruff）

單子叶植物綱（Monocotyledone）——單子叶植物有这些特点，（1）胚僅有一个子叶；（2）主根通常不發达，而被側根（主要是不定根）系所代替；（3）莖中維管束的数目甚多，散列莖內；維管束中沒有形成層，不能進行次生加厚（因此維管是有限的）；（4）叶的脉序是平行的或弧狀的（只有少数例外）；（5）花是三基数的（3或6个萼片或花瓣，3或6个雄蕊，3个心皮）；（6）花被通常是简單的（花萼狀花被或花冠狀花被）（圖13-85）。

上列兩类被子植物中，双子叶植物現生的为数远比單子叶植物为多，約达150，000种，分屬于270科。在化石的保存上說，也以双子



圖13-84. 双子叶植物的特殊結構

A—網狀葉脉；B—具有輪列的維管束的莖；C及D——五基数的花（C—花圖式；D—花的全形）；E—有二片子葉的种子）。（縱剖面）（依Gager）

叶植物为多，單子叶植物甚少，这可能因为双子叶植物保存成为化石較易的緣故。

三、被子植物在时間上的分布　被子植物的兴盛，在于中生代末。当白堊紀时，它們已甚發达；入第三紀以后，更加繁荣，在地球上占了优势地位，排挤了裸子植物和孢子植物，一直至今。当白堊紀末时，被子植物很多的种、屬、科同时出現，其兴起好象是很突然。但事实上那时的种屬，已是進化很高的被子植物。由此可見，被子植物的最初出現于地球上，并非在白堊紀末，而必在更早的时候。依一



圖13-85. 單子叶植物的特殊結構

A—平行的葉脉；B——具有散列的維管束的莖；C及D——三基数的花（C—花圖式；D—花的全形）；E—有一片子葉的种子（縱剖面）。（依Gager）

般学者的推測，被子植物的祖先，可能已出現于中生代的初期。白堊紀时所出現的种、屬、科，和現存的常常沒有区别。

四、被子植物的起源　毫无疑問，被子植物是那些在古生代就已出現并在中生代已占优勢的裸子植物的進一步的發展。被子植物的典型特点是它們有花。前面説过，在裸子植物中，曾經有一类現在已經絕滅的植物，它們也有“花”，而且这些“花”和現代的木蘭的花相近似。

这就是拟苏鉄类。拟苏鉄类在有花植物出现以前，曾經和苏鉄类在中生代占着优势。如前所述，拟苏鉄类的"花"(球果)有些是兩性的（例如拟苏鉄屬的球果，見圖13—73），其中"雄蕊"排列在这种兩性球果的下部，而特殊的大孢子叶(頂生胚珠的長柄)則排列在兩性球果的上部——排列在圓錐形的花托上。这种兩性球果的基部又被"苞"——营养叶的被盖——包圍着；这些营养叶被盖和被子植物的花被十分相似。

拟苏鉄类的兩性球果和最簡單的被子植物的花的高度相似，使我們看出被子植物的起源，和拟苏鉄类有密切的联系。这兩者可能从共同的祖先發生的；被子植物的花乃是裸子植物球果的变态。

（二）常見的被子植物化石举例

被子植物化石很多，其中最常見者，可以下列数屬为例：

一、屬于双子叶植物綱者：

Magnolia（木蘭屬）

特徵 *Magnolia* 一屬，通常为乔木，高可十余米。叶單一，互生，卵圓形至倒卵圓形。叶緣为全緣。基部为寬楔形或鈍圓形，頂端鈍圓或鈍尖。有托叶，叶柄粗。叶脉为羽狀，中央主脉頗粗，强而直。由主脉分出的第二次脉（側脉）頗多，通常自10对左右至十余对，概細小，向上弯，伸到叶緣时上弯更甚。主脉与第二脉的交角，在叶的下部可大至80°，向上漸减，至叶的上端可减至50°。第三次脉从第二次脉伸出，把后者連成網狀。它們并生出更細的脉，構成很纖細的網紋。

木蘭的花，大而白，兩性，輻射对称。多数的雌蕊及雄蕊，依螺旋狀排列在圓柱狀伸長的花托上。雌蕊群由多数而分离的心皮合成。每一心皮有二或多数胚珠，聚合在果軸上，構成圓錐狀的聚合果。花的構造和拟苏鉄类的很相近似（圖13-86，并参考圖13-73的及本章第五節）。这顯然是屬于比較原始一类的有花植物，它和拟苏鉄类的相似程度如此之高，足以証明二者是由同一个祖先演化而來的。这对于被子植物的起源問題，具有重大意义，一如前述。

木蘭和别的被子植物一样，保存部分以叶的压縮化石为最多，但有时也可找到它的圓錐狀的聚合果，为正确鑑定这屬植物的有力証据。

时代及地理分佈　*Magnolia*从上白堊紀初期起，即广布于北半球。尤其是始新世时，即使在北半球的高緯度地区，因气候溫暖，也十分繁茂。但当更新世冰期的时候，分布面積即向南縮小，在欧洲遂完全不再得見。它現在生存主要在亞热帶及热帶，如东亞、北美溫帶、西印度群島、以及巴西，皆有分布。中國的化石產地有山东臨朐（中新世上部地層）（圖13-87），并可能存在于湖南湘鄉下灣舖等处。



圖 13-86．現代木蘭屬的一种（*Magnolia conspicua*，玉蘭），示枝叶及花：
1—花蕊；2—雌蕊；3—雄蕊（据黎國昌）

Fagus（山毛櫸屬）

特徵　*Fagus*是山毛櫸科（圖13-88）的一屬。叶为卵圓形至劍形，其最寬处

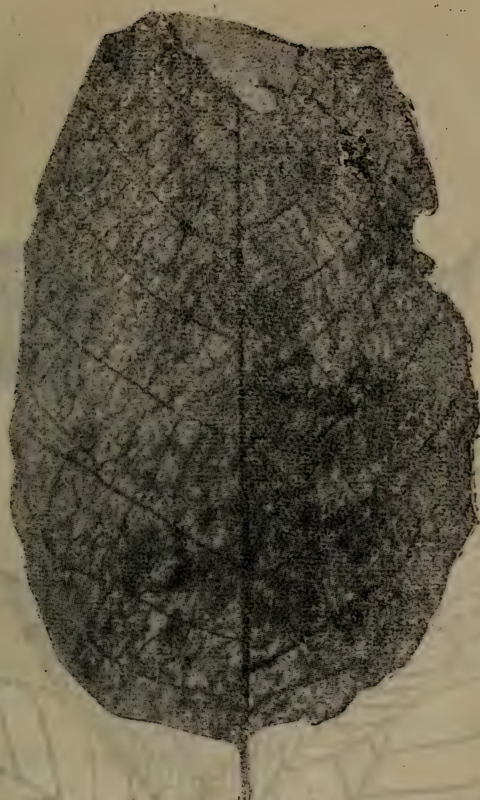


圖 13-87. 木蘭之一种（*Magnolia miocenica*,中新木蘭）的化石，產于山东臨朐山旺層（中新世上部）（据 Chaney及胡先驌）

在它的下半部。叶的基部圓鈍，或作弱心形。頂部尖銳。叶緣通常为鋸齒狀或波狀。脉为羽狀，中脉在叶的基部較强，向上漸漸細狹。側脉（第二次脉）以一銳角从中脉射出，为数自7—8对至十余对。它們或多或少地互相平行，并向上微彎。每一側脉伸达叶緣上的每一齒尖或波頂（圖13-88）。第三次脉把第二次脉連成網狀，略不規則。細脉不大明顯。

时代及地理分佈 *Fagus*始見于上白堊紀，至第三紀大盛，分布广闊。自第三紀初期起，且伸及南美南部及澳洲。現在生存于溫帶及热帶（非洲除外）。在中國的化石產地有遼宁撫順（產于始新世晚期或漸新世地層中）（圖13-89）。



圖 13-88. 現代山毛櫸科的一种，*Castanea bungeana*
（栗）。（依胡先驌）

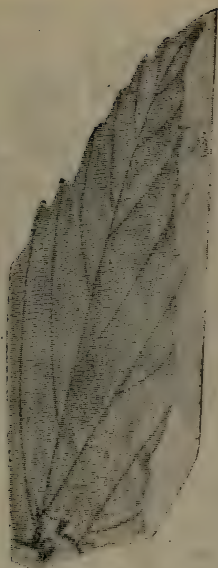


圖 13-89. 山毛櫸屬的一种, *Fagus?*
feronias Ung, 產于遼宁撫順的漸新統中。(依Florin)

二、屬于單子叶植物綱者:

Sabalites(羽扇屬)

特徵 这是棕櫚科(圖13-90)的一屬。莖單一,常无枝。叶为闊扇形,巨大,直徑常达数十厘米;它的基部近于圓形。叶形和今天習見的棕櫚屬者很相似,惟叶柄的上端尖出,稍稍突入于叶中。組成叶片的"放射叶",便即从这叶柄頂端向上方及左右二方放射而出,并擴大开展。放射叶为数很多,常可达50片以上;作綫形或劍形,頂端尖,微顯脊骨狀。每一放射叶里面,有中脉一条,頗强。其兩側有側脉,和中脉平行,有时不明顯。

时代及地理分佈 *Sabalites* 广布于北半球的第三紀地層中,如欧洲、中國及美洲,都有化石發現。中國產地有遼宁撫順(產于始新世晚期或漸新世地層中)(圖13-91)。



圖 13-90. 現代棕櫚科的一种：葵樹（*Livistonia Chinensis*）。（依黎國昌）

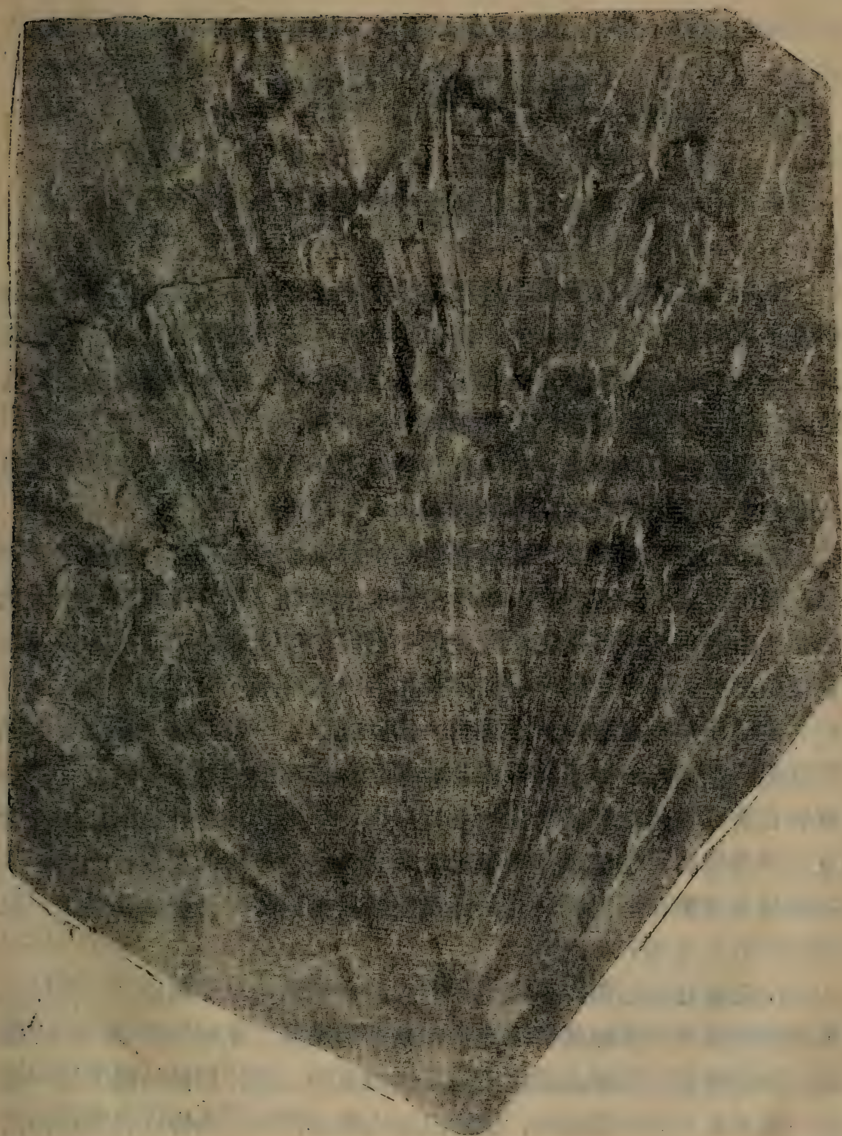


圖 13-91. 羽扇屬的一种

圖13－91. 羽扇屬的一种， *obalites Chinensis* Endo(中國羽扇)。

标本采自撫順的漸新統(据 Endo屬始新統上部)

第十四章　結束語

地球上生物的發展及其主要規律

地球上生物界的發展　歷代地層中所保存的各类生物化石告訴我們許多有关古代生物的事实，証明生物界是長期順序發展的；也就是說，今天地球上的生物界是在整个地質歷史中，随着时間的進展从簡單到复雜、从低級到高級系統地發展起來的。

生物進化学說的建立，标志着自然科学方面，唯物主义宇宙观对于唯心主义宇宙观長期斗爭的勝利。

在緒論中已經指出，达尔文的生物進化論提出以前，物种不变和物种間沒有联系的观念在科学中占着統治地位；并且阻碍着生物進化思想的前進。从十八世紀中叶开始，已有不少学者提出了生物界系統發展的思想，展开了反对物种不变和物种單独發生观点的斗爭。

自1859年达尔文的天才著作“物种起原”一書問世，提出了有机界進化的証据，粉碎了物种由于神創、永恒不变的說法，确立了物种变異、有机界系統發展的唯物主义观念。苏联的創造性达尔文主义者更進一步闡明了生活条件对于物种变異和新种形成的影响，指出了生物發展与生活环境的統一性，并且把达尔文学說应用于生產实踐，使生物界更好地为人类服务。

進化論已經証明，一切生物都起源于原始的單細胞祖先。原始的單細胞生物因为自然选擇适应生存条件的原故，逐漸改善其有机結構，發生变異，不断地演化出更高級的生物。动物和植物屬于同一起源，但多数生物学家認为，植物以无机物为营养，动物以有机物为营养，因此植物更为原始，最早的植物应該比原始的动物發生在先。此后动物和植物的發展都是一代接續一代、循序進展的。生物学家按進

化論的原理，研究了各种动植物間的親緣关系，建立了符合生物進化歷史的自然系統，这个自然系統明顯地表示了各类动植物之間从低級到高級的發展关系。这种發展关系可以用生物界的譜系樹表示出來。

譜系樹比長篇文字更好地表示了动植物界的發展歷史，例如动物界的譜系樹（圖 1—18），其最基部表示所有动物起源的共同祖先，愈靠下部的枝干代表愈低級的动物，在每个歷史發展的階段中都要从主干產生出若干个分枝，分枝还会演化出更小的分枝，有的分枝一直延續到現在，有些分枝則在歷史發展的过程中，半途滅絕，而在地層中留下了化石。它們虽然滅絕，但从它們演化出來的更高等的种类則繼續發展。那些从很早的歷史时期一直延續下來的分枝，代表有机結構比較簡單的低級动物，它們也并不是停滯不進的，而也在不断地進化，不过比較保守，進化緩慢而已。在譜系樹上愈低等的动物由于有机結構簡單，也愈难根据其有机結構推断出它們的原始祖先，因而要建立它們的發展歷史包含更多設想的部分。

愈低等的生物应当發生得愈早，它們的化石按道理也应当出現于更古老的地層；但是从某些化石出現的先后看起來，似乎顯示着与生物發展順序相反的矛盾。例如節肢动物的有机結構比原生动物高級得多，但是節肢动物化石大量出現的时代却比原生动物化石早。我們决不应單憑这一点，便肯定原生动物的發生晚于節肢动物；还必須考慮到化石保存的条件，以及其他因素，比如說原生动物發生虽然早些，可能正由于它們比較低級而長期未能象節肢动物一样，發展出有利于保存的外壳。

要仔細地研究从古至今各类生物間的親緣关系，正确地建立生物發展的自然系統，必須把比較解剖学、古生物学、胚胎学的資料和方法結合起來，進行研究。古生物学資料僅僅是几种重要的資料的一部分，而决不可視为唯一的部分。

生物發生律 綜合采用古生物学、比較解剖学和胚胎学的資料与方法，是研究生物演化的三綫平行法，也就是最根本的方法；三者之

中胚胎学的資料，往往更为确切地反映出生物發展的歷史。德國学者赫克尔（Ernst Heinrich Haeckel）根据胚胎学研究的結果制定了生物發生律。生物發生律的要义指出“个体發生是种族系統發展的簡短重复”；換言之，就是，某一种动物从卵發育到成年狀态的过程是它的一系列的祖先所經歷的發展道路的簡短重复。根据这一条定律，就可以从个体發育的歷史中探索該类动物的系統演化史。

例如脊椎动物中的兩棲类，除了从比較解剖的資料証明它們应由古总鰭魚演化而來之外，在其主要代表蛙的个体發生史中，經过蝌蚪的階段。蝌蚪不僅在生活方式与外形上和魚类相似，它的內部構造也有許多地方和魚类相同。从蛙的个体發生史中找到兩棲类从魚类發展而來的証明。

生物發生律，也叫做“复現律”或“重演律”，同样可以应用于古生物学的研究，例如將一个三帶型的四射珊瑚自珊瑚体的尖端至萼部制作一系列的薄片，加以观察，就能夠看到，在它的个体發育中呈現着从單帶型經双帶型至三帶型的各个階段的变化。

腕足动物，如*Zygospira*及*Retzia*（圖7-21）的腕骨变化（从*Centronella*至*Zygospira*及*Retzia*）是可以說明發生律的另一个实例。在軟体动物头足綱的菊石化石中也可以找到同样的例子。分析壳的縫合綫变化，可以找出从鸚鵡螺到正菊石的各个發展階段，建立外壳亞綱的系統演化歷史（圖8-63）。

生物的生态史与輻射适应　進化論指出，促使生物進化的根本原因是生活环境的改变；生活环境变化，引起生物生态的改变，并因此而促進生物有机結構的变化；整个变化过程，就是生物的生态史。研究生物的生态史在确定生物的演化关系、再造古代生活环境、以及研究古地理方面具有非常重要的意义。

化石資料，給我們提供了許多关于生态史的証据。例如，甫·奥·科瓦列夫斯基研究了馬的演化，指出了第三紀馬的演化是与草原被子植物的出現密切相关的。大規模草原的出現，使馬由森林轉向草

原；生活环境和食物的变化，使得馬的形体肢骨和牙齒，都發生了相应的变化。从水生环境过渡到陸棲生活的兩棲类（从古总鰭魚类演化出兩棲动物），由于适应陸生环境，某些兩棲类的粘液皮膚逐漸改变为干燥的角質皮膚，同时獲得陸上產卵的能力，因而發展出第一类完全陸生的脊椎动物——爬行綱。

在不同的地質时代中，出現于有利的發展条件下的动物群，就会大量繁殖，并且迁徙到各种生活条件不同的新地区，因而產生了輻射适应的現象。化石資料証明，最古的哺乳动物是些体形很小的五指獸，大多过着陸地林間生活，后來由于大量繁殖、迁徙、适应于不同的生活条件而產生哺乳綱的各个目。有的生活于大陸环境，由于食物和其他生活条件的不同而有兇猛的食肉类，能夠疾馳的有蹄类、以及樹居而善于攀援的、猿猴类等等；有的生活于水体，附肢变成鰭，从而發生了能夠游泳如海豹、海象及鯨魚；有的發展到了空中，便出現了擅長飛行的翼手，例如蝙蝠。

无脊椎动物中也有相似的情况，例如下古生代的某些三叶虫因为轉向挖泥生活，变成盲目并且失掉了顏面綫；另一些代表因为营漂游生活而生出多刺的背甲。由于發展到不同的生活环境身体結構变化，因而產生新的种屬。帶介壳的軟体动物，特别是瓣鰓綱与腹足綱，由于适应多样的环境，例如有的生長于鹹水，有的棲居于淡水，有的固着于岩石海底，有的挖掘到泥沙中生活；生活环境与方式的不同，引起有机結構和壳形、壳飾的变化，因而產生新的种屬。研究中生代及新生代不同地区的瓣鰓类动物群可以找到許多这样的証据。

演化的不可逆性 生物界是不断發展前進的，已經發生过的事件，在以后的演化过程中，决不会重复出現。科瓦列夫斯基的学生多洛（R. Dorro）指出：“无論是整个有机体或是部分有机体，都不能重返其各代祖先中已經出現过的狀态”。在進化过程中退化了的器官絕不会回复到它以往發展的程度；已經消失的器官絕不会重新出現。例如陸生的脊椎动物溯源到最初，乃由水棲的魚类演化而來，逐

步發展到陸地生活，鰭進化为四肢，而以后四肢的哺乳动物中一部分重返海洋，演化为鯨类，后肢消失，前肢变为鰭足，但是鰭足的構造决不同于魚的鰭。鯨的其他有机結構也都跟魚有着根本区别。同样的情况，如果鯨魚再演化为陸生的后裔，它的四肢絕不会恢复它的陸生祖先（古食肉类）的原样，而是另生其他类型的行动器官。这就是多氏的生物演化的不可逆性定律，这个定律說明，在進化的歷程中，任何生物絕不可能和它們的祖先完全相同。

地球歷史上生物絕滅的原因 很多古代生物已經中途滅絕，未能延續到現在；例如，分論中已經講到的三叶虫、菊石、筆石、恐龍类等等。它們絕跡的原因至今尙未完全明了，但目前多数学者認为最恰当的解釋应当是：在生存競爭的过程中，各类生物由于長期适应于一种特定的环境，愈來特化愈深，这种特化只有在已經适合的环境条件繼續存在的时候，对于生物本身才是有利的；只要环境条件一旦發生变化，这些“狹窄特化”的种类和特化程度較淺的种类比較，便处于極端不利的地位，因而在生存競爭中就会被特化程度較淺的种类所排斥。例如，在漫長的中生代中地形和气候变化都不大。因此爬行动物愈來愈繁殖，而且高度特化；到了中生代末，發生了巨大的造山运动，地形及气候随之急剧地变化，爬行动物受不了这种变化的影响，到中生代末期大多数滅絕。自垩紀以后僅存鱷魚、蜥蜴、蛇及龟鼈等几目的少数代表。僅用气候和地理的因素來說明这种过程是不夠的。与其他动物生存競爭的失敗也是爬行动物滅絕的主要原因。当时鳥类和哺乳类已經發生，它們由于具有溫血性以及腦的發达，对于环境变化具有更高的适应性，因而在生存競爭中击敗了爬行动物，取得了勝利。

过去，象居維叶和他的門人，把古代生物的滅絕解釋为地球上大灾变的結果；他們是从物种不变的观点出發，把生物的滅絕看成为一种偶然的事变，顯然是違反生物界發展的規律而是極端荒謬的。

关于地球上生物起源的問題

進化論肯定了地球上一切生物起源于最原始的單細胞祖先，但是这种有生命的原始祖先究竟是从那兒來的？資產階級学者們用生命的永恒性理論來解答，認为生命在宇宙間是永恒存在着的，在地球上沒有重新發生过，地球上的生命是从宇宙間有生命的地方帶过來的。生命物質与无生命的物質平行存在，相互間毫无关系。这种說法顯然是不正确的，因为它根本沒有从本質上分析物質的內在联系，僅僅从形式上看問題，違反了自然界客观存在的發展規律。

另一方面，因为承認生命的永恒存在，这些学者們又認为有机質只能从有机体產生；但是实际上有机体是由有机質構成的，这种看法顯然是自相矛盾。究竟先有有机質还是先有有机体，这就成了无法解答的問題，因而便有人認为有机体是由于无机物質的偶然配合而產生。

恩格斯早已指出：在地球上，生命必然是从无生命的物質產生出來的，作为蛋白質形式存在的生命是物質發展的必然結果。他对以唯心論为基礎的“生命永存”理論作了无情的批判，并且指出，認为有机体由无机界物質偶尔配合而產生的理論同样是荒謬的。

苏联生物学家奧巴林（А. И. Опарин）院士，經过了三十年的研究，用現代科学証明了恩格斯理論的正确性。提出了关于地球上生命起源的新学說。他認为：地球上的生命是在地球上面發生的，有机質起源于无机元素。他的研究工作指出：无机元素在环境条件适宜时能夠自然地組合，形成有机質，并且獲得生命。因此地球生成后，由于地表环境的不断变迁，便逐漸由无机元素形成了碳与其他元素的化合物，如碳氫化合物及其衍生物等；以后又在一定有利的条件下，碳化物通过与周圍的物質特別是大气的水蒸气及氨作用，形成复雜的有机化合物，主要是类似蛋白質的化合物。蛋白質的特点是既有相对的穩定性，又有不断变化和改造的机能。这种原始的有机質，随着地球

上客观环境的改变，不断地互相集聚增大，質的方面也不断地复雜化，同时并逐漸改善有机結構，終于獲得了生活机能，这便是地球上最初生命的起源。

有机質在構成有机体时，首先是形成細胞，因而生物最原始的祖先是單細胞生物。以德國的病理学家微耳和为代表的資產階級学者認为："細胞起源于細胞"，絕对否認細胞可以从非細胞的物質形成。这种观点实質上也就是承認細胞的永恒存在，同样地違反了自然界發展演化的規律；因此，微耳和的細胞学說就成了生物学中反动唯心的理論基礎之一；魏斯曼—摩尔根学說，在許多方面是以微耳和的理論为根据。直到現在为止，資本主义國家中还有多数学者宣傳着微耳和的观点，在生物科学的發展上，起着阻碍作用。

苏联的生物学家勒伯辛斯卡婭（О. Б. Лепешинская），从1933年开始研究細胞的發展与起源，根据多年的研究成果提出了細胞起源于非細胞生活物質的理論。勒柏辛斯卡婭在綜合并补充了許多前人見解的基礎上指出：在动物身体中还存在着沒有構成細胞的有机活質，它們和細胞同样能夠直接参加新陈代謝作用，并常由它們形成着新的細胞[1]。

中國古生物学今后的發展及任务

在緒論中已經提到：古生物学与地質学和生物学是密切联系着的，古生物学負有双重的任务：

1.在实踐方面，通过地質学來解决找礦和勘探工作中地層、岩石、岩相、古地理以及某些礦產，特別是沉積礦床成因和分布等方面

---

[1] 勒柏辛斯卡婭的理論目前在苏联生物学界引起了激烈的論战，某些学者如任金（Л. М. Жинким）、米哈依洛夫（В. П. Михаилов）等对勒柏辛斯卡婭某些实驗工作的真实性發生怀疑，認为作为这一理論基礎的事实資料不夠充分而且不能令人信服，論战內容牽涉到許多生物学上的專門問題，在此无法多叙。但以勒柏辛斯卡婭学說的提出有着一定的前人理論与实际工作基礎，她的工作到目前为止仍然代表着細胞研究的一个新的方向，因此还是在此提出介紹。

有关的問題；換句話說，也就是古生物学通过地質学为國民經济服务。

2.在理論方面，正确地了解各地質时代生物發展变化的歷史，給生物進化的研究提供实际資料为生物学服务。通过对于这些材料的研究，同样可以解决地質学上各种有关的理論問題。

因此古生物学的任务非常重大。但是由于过去旧中國既談不到國民經济建設，更談不到發展科学，以致古生物学的基礎非常薄弱，从事古生物学工作的人材極其稀少。解放后，虽然由于國民經济的發展，結合着地質普查及找礦勘探工作的需要，古生物学已經得到了蓬勃的發展的机会，在各方面都有長足的改進，但仍然非常不夠，当前的古生物工作还远远赶不上國家社会主义建設的需要。为了迎头赶上，就必須澈底克服今天古生物学工作中还存在着的許多缺点，迅速向着正确的方向發展。在發展中首先应当注意下列几个方面。

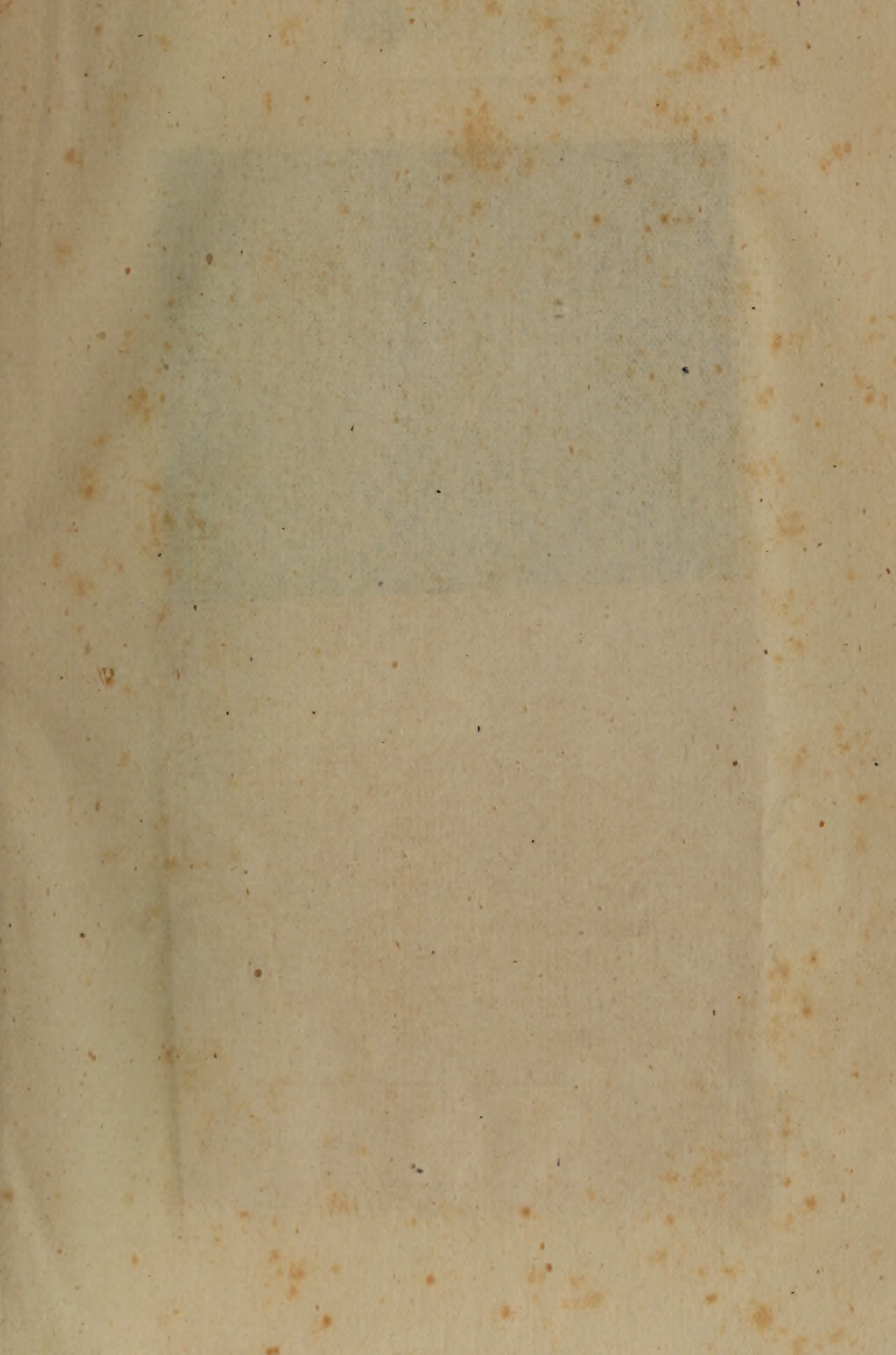
1.理論联系实际　必須更加密切地与國民經济建設的需要相結合，明确工作目的，在古生物学研究工作上要克服为科学而科学、強調个人兴趣的脫离实际的傾向。

2.学習苏联先進經驗，提高科学思想水平，改進工作方法。必須学習应用馬列主义观点和辯証唯物的科学方法从事工作。过去的工作大多停留在事实的說明和实际資料的描述，缺乏綜合分析与推論，对古生态学以及生物發展歷史等方面可以說还沒开始研究，古生物的各个門类中还有許多門类，例如苔蘚虫、介形类、六射珊瑚、層孔虫、孢子花粉、被子植物……等方面都很少人或者沒有人專門研究。这些方面都应当按照國民經济需要，配合全國向科学進軍的長期規划，分別輕重、主次緩急尽速培养專才，展开工作。

3.大力培养干部，壯大古生物工作者的隊伍，克服目前人力不足的現象。

参 考 文 献

1. Shroch and Twenhofel:
Principles of Invertebrate Paleontology. 1953.
2. A. S. Romer: Ventebrate Paleontology. 1950.
3. 楊鍾健：脊椎动物的演化 1955.
4. Eastensn and Zittel: Textbook of Paleontology. 1 (1913), II (1932).
5. Arnold: An Introduction to Palecontology 1952.
6. Л. Ш. Давиташвили: Курс палеонтологии. 1949.
7. 雅可甫列夫"古生物学教程"上冊1954.
8. R. Ruedemam: Graptolites of America 1947.
9. 中國标准化石，脊椎动物；无脊椎动物（1,2）；植物
10. 中國古生态学志
11. Potonie H.—Gothan, W. Lehrbuch der Palaeobotanik (1921).
12. Hall, T. G. Palaeozoic, Plants from central shansi. 中國古生物誌甲种二卷一冊，（1927）.
13. Hirmer, M., Handbuch der Palaeobotanik （本章之非种子植物部分）（1927）.
14. Skvortzov, B. V., Neogene Diatoms from Eastern Shantung. 中國地質学会志 17 卷頁 193—208（矽藻部分）。（1937）.
15. 盧衍豪，新疆庫車附近庫車層中之輪藻类。中國地質学会誌第 24 卷（輪藻部分）。（1944）.
16. Arnold chester A., An Introduction to palaeobotang （1947）.
17. 池野成一郎（罗宗洛譯）植物系統学（矽藻部分）。
18. Давиташвили, Л. Ш., курс палеонтологии（1949）.
19. 斯行健，中國古生代植物圖鑑（1953）.
20. Жуковсккий, П. М. （王道济等譯）；普通植物学（1953）.
21. Генкель П. А. и. Л. В. Кудряшов（傅子禎譯）植物学（被子植物部分）（1954）.
22. 斯行健，徐仁，中國标准化石（植物）（1954）.





統一書号：13038·199

定　价：　2.50 元